No. 49 May, 1961

BULLETIN
OF
THE HATANO TOBACCO EXPERIMENT STATION

秦野たばこ試験場報告

第 49 号

昭和 36 年 5 月 25 日発行

日本専売公社
秦野たばこ試験場

秦野たばこ試験場報告 第49号

岡　英人

目　次

岡（1961）：秦野たばこ試験場報告．49．1～44

タバコの病害抵抗性の種間移行に関する育種学的研究

岡　　英　　人

I. 緒　　言

Nicotiana 属には約 60 の種が含まれているが，これらの中にはタバコの各種病害に対して免疫性，あるいは高度抵抗性の遺伝子を含む種が多数存在している。これらの遺伝子を栽培種の *Nicotiana tabacum* に導入するため，種間雑種による育種が 30 年前から始められ，現在も続けられている。この間にすでにいくつかの抵抗性品種が育成され，タバコの病害の防除に大きい役割を果している。種間雑種によつて育成された新品種はいづれも染色体数は，n＝24 で栽培種の *N. tabacum* と同数の染色体数を持つている。種間雑種によつて n＝24 の染色体数をもつ品種が成立するためには，野生種の抵抗性遺伝子を含む染色体の一部が転座によつて *N. tabacum* の染色体に移行しなければならない。このような染色体の構造的変化によつて成立する抵抗性新品種は種間雑種の育種においては理想的な型である。しかし，このような型の成立は非常に困難な過程を経るため，大規模な試験と長年月を必要とする。したがつて現在まで多くの年月と多大な努力が払われたにもかかわらず，新品種の育成に成功し，また近く育成される見込みのものを含めて数品種に過ぎない。種間雑種によつて抵抗性を導入せんとしている多くの育種家達は，n＝24 の染色体をもつ新品種の育成を目標としている。栽培種の *N. tabacum* に野生種を交配し，その子孫に *N. tabacum* を戻し交配して自殖を行ない，抵抗性個体を選抜すれば，野生種の余剰染色体は消失し，*N. tabacum* の n＝24 と野生種の抵抗性を含む 1 個の染色体を付加した 24Ⅱ＋g（g は野生種の染色体）の型あるいは *N. tabacum* の 1 個と野生種の 1 個の染色体が置換した 23Ⅱ＋tg（t は *N. tabacum* の染色体）の型のいづれかが成立する。従来これらの型の特性については全然注意が払われていなかつた。著者はタバコうどんこ病，野火病および疫病の抵抗性を *N. tabacum* に導入するため，いくつかの種間交雑を行ない，この子孫から野生種の染色体が 1 個附加した型および染色体の置換した型を作成した。本論文はこのような染色体構成をもつ系統の特性と，その実用価値について研究したものである。

本研究を遂行するにあたり助言を惜まれなかつた東京大学松尾教授，国立遺伝学研究所竹中博士，研究中に種々の便宜をはかられた日本専売公社中央研究所大熊博士に深甚なる謝意を表するとともに本研究に協力された当研究室の諸君にあわせて謝意を表する。

II. 実 験 方 法

1. 交 雑 方 法

N. tabacum と野生種の交配を行なうと F_1 は，すべての場合不稔性で種子が得られない。したがつてタバコの種間雑種においては，*N. tabacum* の4倍体に野生種（wild species）を交配すれば，F_1 は稔性をもつている。また種間の組合せによつては，4n *N. tabacum* と野生種の交配ができないことがあるが，この場合は *N. tabacum* と野生種との複2倍体（amphidiploid）を作成し，*N. tabacum* を交配すれば，子孫は稔性をもつている。著者は両方法によつて研究を進めているが，本論文に報告する実験は4倍体を使用したものである。4倍体は *N. tabacum var.* Bright Yellow の種子を 0.1% のコルヒチン水溶液に3日間浸漬して作成した。

2. 移行に適した遺伝子の選定

種間交雑において最も重要な問題は，移行に適した因子型の種（species）を見出すことである。タバコの野生種の中には，ある病害に対して免疫性を示す種はいくつか知られているが，これらの遺伝子は必らずしも種間移行が可能ではない。*N. tabacum* に導入し得る条件として，第1にそれらの免疫性が優性遺伝子に支配されていることがある。もしもこれらの形質が劣性遺伝子に支配されているとホモ接合体（homozygote）の場合にのみ発現する。種間雑種においてホモ接合体を見出すことは，非常に困難かあるいは不可能である。第2はこれらの形質が簡単な遺伝子に支配されていることである。品種間雑種においてさえもポリジーン（polygene）の移行は複雑であるが，種間においては一層困難である。単因子優性（single dominant）の場合は最も好適しているが，2因子（digenic）が移行可能な限度であろう。本実験に使用した免疫性は比較的簡単な遺伝子に支配されている。

3. 供 試 品 種

N. tabacum の品種は黄色種のブライトエロー（Bright Yellow，略して B.Y.）を用い戻し交雑にはときどきヒックス（Hicks）を用いた。野生種はいづれも起源が明瞭で抵抗性の確認された系統を使用した。

4. 抵抗性の検定法

抵抗性の個体を正確に選抜するため検定は人工接種法によつた。系統の明らかな菌また

は細菌を純粋培養し，温室内で環境条件を一定にして接種した。人工接種を育種に利用するために，(a) 接種が簡単でかつ発病が均一であること，（b）病源菌を一時に多量かつ容易に培養しうること，（c）発病に適した環境条件を知ること，（d）選抜に適した苗令を知ること，等の問題について研究を行なつた結果，それぞれの病害に最も適した方法を知ることができた。

5. 細胞学的研究

染色体の観察は花粉母細胞の減数分裂第1分裂で酢酸カーミンのなすりつけ法によつた。ミクロサイト（microcytes）は花粉母細胞のテトラッド・ステージ（tetrad stage）のやや進んだ葯について同様な方法で観察した。花粉は酢酸カーミンで染色し正常花粉の割合を調査した。

III. 実験結果

実験 1. タバコうどんこ病抵抗性の種間移行

タバコうどんこ病(powdery mildew)は *Erysiphe cichoracearum* の寄生によつて起る病害で，葉に侵入するとうどん粉を撒布したような病徴を示すので，この名がつけられている。葉の表面から栄養を吸収するため，葉が枯れ上り品質収量共に著るしく低下する。圃場では窒素過多や通風の悪い場所で発生する。本病の被害は本邦では局地的なもので全体的には大きいものではない。冬期温室内では非常に発生し易く被害が著るしい。これに反してトルコ，ギリシヤおよび南亜連邦では最も重要な病害とされている。著者は黄色種の抵抗性品種を育成するため，数年前から*N. tabacum* と *N. glutinosa* との種間交配による研究を始めた。

A. 実験結果

（1） **人工接種法** 本病原菌は活物寄生菌であるので植物体の葉で増殖した菌は昼間16°C～24°C，夜間は 18°C～19°C，湿度は 60～80％ の条件下で最もよく繁殖する。人工接種は生葉で繁殖した菌を直接撒布するか，あるいは集落を殺菌水によつて懸濁液として，それを葉に撒布する方法によつた。接種後直射日光に当てると胞子の発芽が阻害されるので寒冷沙で遮蔽した。接種に使用する苗は 5―6 週間目のものを用い， 接種後 3―4 週間後に発病の調査を行なつた。上に述べたように，本病の人工接種は比較的簡単であるが，夏期高温時期には温室内の温度と湿度との調節が不完全なため検定がやや困難であつた。これに反して春秋および冬期は温度と湿度との条件が調節し易いため，抵抗性の検定は容易であつた。

（2） **(4n *Nicotiana tabacum* × *N. glutinosa*) F_1** *N. tabacum* と *N. glutinosa* の交配は容易に行なわれ種子ができる。F_1 の生育も正常であるが，完全な不稔で， 自殖

第1表 (4 n *N. tabacum*×*N. glutinosa*)×*N. tabacum* から生じた抵抗性個体の花粉母細胞減数分裂第1中期 (1M) における染色体接合

Table 1. Chromosome configuration at 1 M of P. M. C.'s of the resistant progenies derived from (4 n *N. tabacum*×*N. glutinosa*)×*N. tabacum*

個体群番号 Population plant No.	観察細胞数 Number of cells	染色体数 Number of chromosome	接合型の細胞 Cell showing			最高頻度の接合型 Most frequent configuration
			24II	25II	23II	
No. 2	5	2n=50	5	—	—	24II+2I
No. 7	4	2n=51	4	—	—	24II+3I
No. 8	11	2n=54	8	3	—	24II+6I
No. 9	7	2n=52	3	4	—	25II+2I
No. 11	8	2n=51	2	—	6	23II+5I
No. 13	5	2n=52	5	—	—	24II+4I
No. 20	4	2n=51	4	—	—	24II+3I
No. 23	10	2n=52	10	—	—	24II+4I
No. 27	5	2n=51	5	—	—	24II+3I
No. 28	3	2n=54	3	—	—	24II+6I

でも戻し交雑でも全然種子が得られない。これに反して 4n *N. tabacum* × *N. glutinosa* の F_1 は稔性をもち自殖および戻し交雑ともに種子が得られた。

抵抗性の検定：温室内で人工接種を行なつた結果は，写真1に示すごとく罹病性のブライトエローは上位葉まで葉の全面に発病して白色を呈しているが，*N. glutinosa* は全然発病せず免疫性を示した。(4n *N. tabacum* × *N. glutinosa*)F_1 の 30 個体に接種した結果，最下部の葉 1—2 枚にわずかに発病するが，その後は繁殖せず，病徴は見えなくなる。このように *N. tabacum* に導入された *N. glutinosa* の遺伝子は免疫性ではなくて，高度抵抗性の優性遺伝子として作用している。

(3) (4n ***Nicotiana tabacum*** × ***N. glutinosa***) × ***N. tabacum*** ブライトエローを戻し交雑した世代では，形質は著るしく分離し葉型は *N. tabacum* に近いものから，*N. glutinosa* 型まで色々である。また生育も不揃いで開花の早いもの，あるいは著るしく遅れるものなど色々で，花の色も *N. glutinosa* の鮮紅色をもつ個体も見出された。このような形質の分離はおそらく *N. glutinosa* の1価染色体の不均衡性によるものであろう。 BC_1 世代の 169 個体に人工接種を行なつた結果は写真2に示すごとく抵抗性 55 本と罹病性 114 本とに分離した。抵抗性個体の中から形質が *N. tabacum* に近い 28 個体を選抜した。

細胞学的所見：抵抗性 28 個体について花粉母細胞の減数分裂第1中期 (1M) における染色体を観察した。このうちで染色体数を確認したものは10個体で，その結果は第1表の通りである。

第1中期における2価染色体数は多くの場合 24 個であるが，ときどき 25II と 23II とが見られる。1価染色体の数は個体によつて異なり，最も少ないものは No. 2 の2個で，最も多いものは No. 8 および No. 28 で6個で，3—4 個もつ個体が多かつた。その後の分裂も不規則で，稔性も比較的良好なものから低いものまでいろいろであつた。No. 2 は

第2表　種間雑種に2回戻し交配した抵抗性系統の1Mにおける染色体接合
Table 2. Chormosome configuration at 1 M of the resistant lines in the second backross following the autoploid cross

戻し交配の組合せ Combination of backcross	染色体数 Chromosome number	1Mにおける染色体接合 Chromosome configu-ration at 1 M	摘要 Remarks
B. Y. × No. 2-No. 1	2n=49	24II+1 I	No. 2 chromosome number 2n=50
No. 2	2n=48	24II	
No. 3	2n=49	24II+1 I	
No. 4	2n=48	24II	
No. 5	2n=48	24II	
No. 13×B. Y. -No. 1	2n=50	24II+2 I	No. 13 chromosome number 2n=52
No. 2	2n=50	24II+2 I	
No. 3	2n=49	24II+1 I	
No. 4	2n=50	24II+2 I	
No. 5	2n=50	24II+2 I	

染色体数 24II＋2 I で特性は，写真3に示すごとく諸形質は比較的ブライトエローに近かつた。この個体に戻し交雑を行ない世代を進めた。

（4）（4 n ***Nicotiana tabacum*** × ***N. glutinosa***）BC_2 抵抗性の検定：ブライトエロー × No. 2 および No. 13 × ブライトエローの 241 個体について人工接種を行なつた結果，抵抗性43：罹病性 198 に分離しその比率は 1：4.6 を示した。特性は写真4に示すごとく諸形質もかなりブライトエローに近くなり，特にブライトエロー × No. 2 の子孫は生育が揃つていた。抵抗性個体中から形質によつて 15 個体選抜し，自殖によつて世代を進めた。

細胞学的所見：ブライトエロー× No. 2 および No. 13 × ブライトエローの各5個体ずつ花粉母細胞の減数分裂第1中期における染色体数を調査した結果は，第2表の通りである。すなわち，ブライトエローを母とし 24II＋2 Iの染色体数をもつ No. 2 を，花粉親として交配した子孫は，第1中期において No. 2, No. 4 および No. 5 は 24II，No. 1, No. 3 は 24II＋1 Iのそれぞれ染色体数を持つていた。これに対して 24II＋4 I の染色体をもつ No. 13 を母とし，ブライトエローを交配した子孫は，各個体共に 24IIと 1—2 個の1価染色体数を持ち，24IIの個体は見出せなかつた。第1中期で 24 対の染色体数をもつ個体の分裂は，大体正常に行なわれているが，1価染色体を含む個体は分裂が多少不規則であつた。

以上の結果に示すごとく，種間雑種の子孫において余剰染色体（extra chromosome）を急速に消失せしめるためには，*N. tabacum* を母とし，雑種を花粉親として使用する方が効果的であると考えられる。このような方法によつて，最初の種間雑種に2回 *N. tabacum* を戻し交雑することにより余剰染色体の消失した 24II の染色体数をもつ系統を作成することができた。

（5）（4 n ***Nicotiana tabacum***×***N. glutinosa***）BC_2-F_1 抵抗性の検定：ブライトエロ

第3表　(4 n *N. tabacum*×*N. glutinosa*) BC_2-F_1 世代から選抜された F_3 系統の生育特性
Table 3. Growth characters of the F_3 lines selected from the (4 n *N. tabacum*×*N. glutinosa*) BC_2-F_1

抵抗性系統 Resistant lines	草丈 Height of plant (cm)	着葉数 Number of leaves per plant	最大葉 Largest leaf		開花月日 Date of flowering
			長 Length (cm)	幅 Width (cm)	
2 — 1	56.0	17	25.8	10.0	March 13
2 — 2	58.0	16	27.5	9.0	〃 12
2 — 3	43.0	14	27.4	8.7	〃 8
2 — 4	50.0	16	25.5	9.5	〃 14
2 — 5	73.0	22	27.0	11.8	April 2
2 — 6	52.5	18	25.5	10.3	March 24
2 — 7	62.5	19	28.7	11.3	〃 23
2 — 8	54.5	22	23.0	11.2	April 7
2 — 9	55.0	14	24.0	8.6	March 9
2 — 10	65.0	19	30.5	11.6	〃 21
2 — 11	66.5	16	30.0	9.8	〃 10
2 — 12	52.5	21	25.0	11.0	〃 30
2 — 13	57.5	18	22.0	8.0	〃 21
2 — 14	73.5	20	29.0	11.5	〃 24
2 — 15	71.5	21	29.0	12.1	〃 27

ー×No. 2 の子孫の No. 2 は 24Ⅱ の染色体数を持つていたので，この系統の 100 個体について人工接種により検定を行なつた結果，抵抗性 33：罹病性 67 に分離した。本実験は夏期の高温期に温室内で行なつたため，病苗の発育がやや阻害され発病が不完全なため，抵抗性個体の出現が他の実験に比して高くなつていることも考えられる。これらの抵抗性個体の中から形質により 15 個体選抜して特性を調査した。

形態的特性：15 個体を温室内でポットに栽培し草丈，地上葉数，開花期および最大葉の大きさを測定した結果は，第 3 表の通りである。

本実験は秋期温室内で行なつたため，全体として草丈も低く，かつ着葉数も少なかつた。草丈，葉の型および大きさ，などは多少分離し，また着葉数にも変異が見られる。一般に着葉数と開花期とには正の相関が見られ，着葉数の少ないほど開花が早い。多くの個体は 3 月 15 日—20 日の間に開花するが，系統によつては著るしく遅れ，3 月下旬—4 月上旬に開花し，これらは生育が旺盛で着葉数も多い。染色体数の調査を行なわなかつたため明らかでないが，親の No. 2 は 24Ⅱ の染色体数を持つていることから，これらの個体も 24Ⅱ の染色体を持つていると考えられる。しかし後に述べるように *N. tabacum* と *N. glutinosa* との間には平均して 4 個の対合する能力のある染色体が存在することから，*N. glutinosa* の染色体がいくつか含まれていることは考えられる。

各系統は一般的には稔性が高く，蒴の大きさもブライトエローと変らないが，なかには稔性の低い系統もある。これらのうちから形質の良好な 4 系統について実験を進めた。

(6)　(4 n ブライトエロー×*N. glutinosa*) BC_2-F_2 抵抗性の検定：2—1，2—2，2—3 および 2—11 の 4 系統について，人工接種により抵抗性の検定を行なつた結果は第 4 表

第4表　(4n *N. tabacum*×*N. glutinosa*)BC_2-F_2 から選抜された4系統のウドンコ病抵抗性の分離

Table 4. Segregation for the powdery mildew resistance in the four lines selected from the (4n *N. tabacum*×*N. glutinosa*) BC_2-F_2

抵抗性系統 Resistant lines	供試体数 Total number of plants	抵抗性個体数 Number of resistant plants	罹病性個体数 Number of susceptible plants	抵抗性：罹病性の比率 Ratio : R to S
2 — 1	50	8	42	
2 — 2	50	12	38	
2 — 3	50	17	33	
2 — 11	50	15	35	
Total	200	52	148	1 : 2.8

第5表　種間雑種の BC_2-F_2 世代における抵抗性系統の1Mにおける染色体接合

Table 5. Chromosome configuration at 1M of the resistant lines in BC_2-F_2 following the autploid cross

抵抗性 F_4 系統 Resistant F_4 lines	観察細胞 Cells observed	染色体数 Chromosome number	1Mにおける染色体接合 Chromosome configuration at 1M
2 - 1 - 1	5	2n=49	24II+1I
2 - 1 - 2	9	2n=49	24II+1I
2 - 1 - 4	11	2n=48	24II
2 - 2 - 1	6	2n=48	24II
2 - 3 - 4	7	2n=48	24II
2 - 3 - 6	4	2n=48	24II
2 - 3 - 8	5	2n=48	24II
2 - 3 - 10	6	2n=48	24II
2 - 3 - 12	4	2n=48	24II
2 - 3 - 13	5	2n=48	24II
2 - 3 - 17	6	2n=48	24II
2 - 11 - 2	5	2n=49	24II+1I

の通りである。

すなわち系統によつて分離比は多少異なつているが，合計して抵抗性 52：罹病性 148 で比率は1：2.8 であつた。

細胞学的所見：これらの抵抗性系統の中から有望と思われる 12 系統について，細胞学的研究を行なつた結果は，第5表の通りである。

写真5に示すごとく花粉母細胞の減数分裂第1中期で 2—1—1，2—1—2 および 2—11—2 の系統は，24II と1個の1価染色体とが見られ，他の系統はすべて 24IIを示した。その後の分裂は 24II＋1 Iでは多少不規則であるが，24II はまつたく正常に行なわれている。このように 24II の染色体数を持つ系統から 24II＋1 I の染色体数を持つ子孫が生ずることは，24IIの系統の減数分裂がなお不規則であることを示している。

特性調査：抵抗性と形質とについて特性調査を行なつた結果は，第6表に示す通りである。

諸形質はよく揃つてきたが，葉型，大きさ等については多少の変異があり，着葉数は

第 6 表　（4 n *N. tabacum*×*N. glutinosa*）BC_2-F_2 から選抜された 4 系統の生育特性
Table 6.　Growth characters of the F_4 lines selected from the (4 n *N. tabacum*×*N. glutinosa*) BC_2-F_2

抵抗性系統 Resistant F_4 lines	染色体数 Chromo-some number	正常花粉率 % of normal pollens	草丈 Height of plant (cm)	着葉数 Number of leaves per plant	最大葉 Largest leaf 長 Length (cm)	最大葉 Largest leaf 幅 Width (cm)	発蕾月日 Date of budding
Bright Yellow	2n=48	88.0	76.0	26	37.7	14.1	Aug. 8
2 - 1 - 1	2n=49	78.4	91.5	29	36.0	17.5	16
2 - 1 - 2	2n=49	84.9	80.0	29	42.0	16.5	16
2 - 1 - 4	2n=48	85.6	71.0	29	35.5	16.8	15
2 - 3 - 6	2n=48	86.6	94.0	31	42.0	20.0	25
2 - 3 - 4	2n=48	82.9	70.0	25	42.5	16.2	8
2 - 3 - 8	2n=48	81.5	58.5	25	34.0	12.0	10
2 - 3 -10	2n=48	82.7	58.0	26	39.0	17.8	8
2 - 3 - 7	2n=48	81.0	73.0	28	35.0	13.5	16
2 - 3 -12	2n=48	81.8	69.0	28	34.0	17.5	15
2 - 3 -13	2n=48	81.7	69.5	28	39.0	15.0	16
2 - 3 -17	2n=48	84.2	63.0	28	33.0	12.0	15
2 -11 - 2	2n=48	80.4	80.0	30	44.0	19.0	17

25—30 枚で差異がある。2—1—1 および 2—1—2 は前に述べたように，24Ⅱ＋1 Ⅰで染色体数は 1 個多いが，外部形態からは 24Ⅱ の染色体数を持つ個体と差異は認められなかつた。また写真 6 に示すごとく，2—3—6 の系統は着葉数がブライトエローに比較して 5 枚多く，かつ発蕾期が 15 日以上遅れているが，染色体数は 24Ⅱ であつた。花粉は各系統ともに 78—86% は正常で着蒴数および蒴中の種子量等はブライトエローと差異がなく稔性は良好である。これらの系統の中で染色体数 24Ⅱ を持ち，葉型，着葉数および開花期はブライトエローに近似した。2—3—4, 2—3—10 および 2—3—8 系統について研究を進めた。

(7)（4 n ブライトエロー×*N. glutinosa*）BC_2-F_3　F_3 の 2—3—10, 2—3—4 の 2 系統の自殖系および 2—3—4, 2—3—8 にそれぞれヒックスを交配した 2 系統について人工接種により抵抗性の検定を行なつた結果は第 7 表の通りである。

第 7 表　BC_2-F_3 世代から得られた 4 つの系統のウドンコ病抵抗性の分離
Table 7　Segregation for the powdery mildew resistance in the four lines obtained from the BC_2-F_3 generation

系統および交配 Lines & Crosses	供試体数 Total number of plants	抵抗性個体数 Number of resistant plants	罹病性個体数 Number of susceptible plants	抵抗性と罹病性の比率 Actual ratio : R to S	抵抗性と罹病性の理論比 Theoretical ratio : R to S
Bright Yellow	30	0	30	—	—
2 - 3 - 10	50	26	24	1.63 : 1	3 : 1
2 - 3 - 4	50	36	14		
2 - 3 - 4 × Hicks	50	14	36	0.47 : 1	1 : 1
2 - 3 - 8 × Hicks	50	18	32		
Hicks	30	0	30	—	—

第8表 (4n *N. tabacum*×*N. glutinosa*) BC_2-F_3 世代から得られた系統の生育特性
Table 8. Growth characters of the three lines obtained from the (4n *N. tabacum*×*N. glutinosa*) BC_2-F_3

抵抗性系統 Resistant lines		染色体数 Chromosome number	草丈 Height of plant (cm)	着葉数 Number of leaves per plant	開花月日 Date of flowering	最大葉 Largest leaf	
						長 Length (cm)	幅 Width (cm)
Bright Yellow		2n=24II	87.5	24	July 2	38.8	16.1
2-3-10.	No. 5	2n=24II	81.5	23	〃 5	35.7	14.2
	No. 6	2n=24II	88.5	22	〃 5	38.4	17.2
	No. 16	2n=24II	100.0	23	〃 2	39.0	14.7
	No. 19	2n=24II	98.0	22	〃 1	39.2	16.8
	No. 20	2n=24II	90.0	24	〃 4	39.8	15.2
	No. 22	2n=24II	91.0	24	〃 3	37.8	16.0
2-3-4.	No. 6	2n=24II	67.5	21	〃 1	41.8	16.6
	No. 8	2n=24II	63.0	24	〃 1	35.0	12.3
	No. 9	2n=24II	74.5	24	〃 5	40.0	15.3
2-3-8 × Hichs							
	No. 5	2n=24II	87.0	22	〃 1	39.5	16.0
	No. 8	2n=24II	88.5	23	June 28	41.3	18.0
	No. 12	2n=24II	87.5	22	July 3	40.0	16.8
	No. 19	2n=24II	77.5	25	〃 2	40.3	18.0
	No. 20	2n=24II	80.0	25	〃 3	38.4	14.7

すなわち罹病性のブライトエローおよびヒックスは全株発病したが，F_3 系統は100個体で抵抗性 62：罹病性 38，またヒックスを戻し交雑した系統は，抵抗性 32：罹病性 68で自殖系統に比較して抵抗性の数が少なかつた。

特性調査：2—3—10，2—3—4 および 2—3—8×ヒックスの3系統について，着葉数，開花期および最大葉の大きさ等について測定した結果は第8表に示す通りである。

写真7および表に示すごとくこれらの系統は最初の交配から戻し交雑を自殖により選抜を行なつたため，諸形質はよく固定し，葉型，着葉数および開花期等はブライトエローとほとんど差異がない。また F_2 および F_3 世代に見られた着葉数が多く開花期が著るしく遅れる個体は見出せなかつた。2—3—8×ヒックスの系統はいずれもヒックスの特性を示し生育が旺盛で葉も大きかつた。

細胞学的所見：各系統の代表的な14個体について花粉母細胞の減数分裂の第1中期における染色体数を調査した結果，各個体ともに 24II の染色体が見られ，分裂は正常に行なわれている。これらの個体はうどんこ病に抵抗性であるから，*N. glutinosa* の染色体を含み，かつ第1中期において 24II の染色体数を持つていることから，*N. glutinosa* のうどんこ病抵抗遺伝子を含む染色体と *N. tabacum* のそれが対合していると考えられる。

花粉4分子の所見：花粉母細胞の減数分裂の不規則性を知るため，花粉4分子に含まれるミクロサイトの出現率を調査した結果は第9表の通りである。（ミクロサイトについては野火病の項を参照。）

すなわちブライトエローのミクロサイトの出現率は 0.5% で非常に低くこのことは減数分裂が正常に行なわれていることを示している。これに対し抵抗性の系統は 2.0—5.8

第 9 表　BC_2-F_3 世代から得られた 3 系統の花粉四分子におけるミクロサイト出現率

Table 9. Comparison of microcytes in percentage in the pollen tetrads of the three lines obtained from the BC_2-F_3

抵抗性系統 Resistant lines	1 M における観察細胞数 Number of cells observed at 1 M	染色体接合 Chromosome configuration	正常四分子数 Number of Normal tetrads	ミクロサイトを持つ四分子数 Number of tetrads with microcytes	ミクロサイトを持つ四分子率 Percentage of tetrads with microcytes
Bright Yellow	7	2n＝24 II	1310	7	0.5
2-3-4. No. 6	7	2n＝24 II	1300	39	2.9
No. 9	5	2n＝24 II	847	32	3.6
2-3-10. No. 5	5	2n＝24 II	628	21	3.2
No. 6	4	2n＝24 II	1325	60	4.3
No. 12	7	2n＝24 II	1687	47	2.8
No. 23	4	2n＝24 II	1100	23	2.0
2-3-8×Hicks					
No. 5	5	2n＝24 II	2240	140	5.9
No. 8	6	2n＝24 II	1679	78	4.4
No. 12	4	2n＝24 II	1285	33	2.4
No. 19	4	2n＝24 II	650	17	2.5

第10表　BC_2-F_3 から得られた 3 系統の不良花粉率

Table 10. Comparison of the number of abortive pollens in the three lines obtained from the BC_2-F_3

抵抗性系統 Resistant lines	正常花粉粒数 Number of normal pollens	不良花粉粒数 Number of abortive pollens	不良花粉率 Percentage of abortive pollens
Bright Yellow	1030	132	11.4
2-3-4. No. 6	900	144	13.8
No. 9	900	105	9.9
2-3-10. No. 5	683	72	10.2
No. 6	613	57	8.5
No. 12	795	69	7.7
No. 23	740	77	9.4
2-3-8 × Hicks			
No. 5	686	89	11.4
No. 8	1500	230	10.8
No. 12	669	72	9.7
No. 19	1106	85	7.1

%でブライトエローよりわずかに高い。これは恐らく *N. tabacum* の染色体と *N. glutinosa* の染色体の対合が完全でないことに基づくものと考えられる。それにしてもこの程度のミクロサイトの出現率は両種の染色体の親和性が高いことを示している。

稔性：不良花粉の百分率は第 10 表に示すごとく各系統ともにブライトエローと同程度で非常に低く、1 個体の着蒴数および蒴中の種子量も多く稔性はまつたく正常である。

単位面積の気孔数：同一条件で栽培し同一着葉位の裏面の表皮細胞における 1 視野中の気孔数を調査した結果は第 11 表に示す通りである。

写真 8 に示すごとくブライトエローは平均して 10.7, 雑種の各系統は 10.5—12.2 で両者の間に差異が認められない。このことは異種の染色体の置換によつて形質に著るしい

第11表 BC_2-F_3 世代から得られた3系統における葉の単位面積当りの気孔数
Table 11. Stomata number per unit square of the leaves in the three lines obtained from the BC_2-F_3

抵抗性系統 Resistant lines	染色体数 Chromosome number	観察視野数 Number of fields observed	気孔総数 Total number of stomata	単位面積当り気孔数 Number of stomata per unit square
Bright Yellow	2n=48	30	321	10.7
2-3-10. No. 5	2n=48	30	328	10.9
No. 6	2n=48	41	414	10.0
No. 7	2n=48	30	333	11.1
No. 23	2n=48	25	294	11.8
2-3-4. No. 6	2n=48	25	266	10.6
No. 9	2n=48	25	307	12.2
2-3-8 ×Hicks				
No. 5	2n=48	30	351	11.7
No. 8	2n=48	30	316	10.5
No. 12	2n=48	30	339	11.2
No. 20	2n=48	30	357	11.9

第12表 BC_2-F_3 から得られた系統における葉の乾物重および乾物率
Table 12. Dry weight and dry matter percent of the leaves of the three lines obtained from the BC_2-F_3

抵抗性系統 Resistant lines	新鮮重 Fresh weight (gr)	乾物重 Dry weight (gr)	乾物率 Percentage of dry matter
Bright Yellow	68.5	14.7	21.4
2-3-10. No. 5	56.0	11.0	19.6
No. 6	69.0	13.5	19.6
No. 7	69.0	14.0	20.2
No. 12	60.0	12.5	20.8
2-3-4. No. 6	61.7	10.5	20.3
No. 9	73.5	14.2	19.3
2-3-8× Hicks			
No. 5	72.5	14.1	20.2
No. 8	75.5	15.9	21.0
No. 12	55.0	11.0	20.0

変化をおよぼしていないことを示すものである。

乾物率：染色体の変化は植物の生理作用に影響をおよぼすことはよく知られている。*N. glutinosa* の染色体が置換された抵抗性の各系統について乾物率を測定した結果は第12表に示す通りである。

すなわちブライトエローは，21.4%，抵抗性の各系統は 19.3—20.2% でほとんど差異は認められない。

栽培試験：育成系統の抵抗性を検討するためうどんこ病発生の激甚な三島分場の圃場に 2—3—10 および 2—3—4 の2系統を栽培した。罹病性のブライトエローは全個体発病し，その被害は激甚であつたが，抵抗性系統は 20—25% 程度発病したに過ぎなかつた。形質は良く固定し，葉型，葉の大きさ，着葉数，開花期等はブライトエローと差異がなく，形態的には区別することは困難であつた。これらの系統を黄色乾燥した乾葉の品質も

標準品種と差異がなかつた。

以上の実験に示すごとく，育成系統はいづれも現在のところ抵抗性については固定していない。今 *N. glutinosa* のうどんこ病抵抗性を含む染色体を g^p とし，それと対合する *N. tabacum* の染色体を t^p とすれば，抵抗性個体の染色体構成は，$23_{II}+t^pg^p$，罹病性個体は $23_{II}+t^pt^p$ で示される。染色体の置換によつて成立した抵抗性個体の諸形質が，標準品種のそれと差異が認められないことは置換された g^p 染色体には，実用上に悪い影響をおよぼす遺伝子は含まれていないと考えられる。染色体の置換された型を実用に供するためにはまず抵抗性の固定を計らねばならない。

前に述べたように，*N. glutinosa* の g^p 染色体と *N. tabacum* の t^p とは相同であるので，抵抗性のヘテロの個体，すなわち $23_{II}+t^pg^p$ の自殖によつて，$23_{II}+g^pg^p$ の染色体構成を持つホモの個体は容易に得られると考えられる。抵抗性の揃つた $23_{II}+t^pg^p$ 系統は，$23_{II}+g^pg^p$ と標準品種 $23_{II}+t^pt^p$ の F_1 雑種によつて育成することができる。

B. 考　　察

N. glutinosa のうどんこ病抵抗性は（4n *N. tabacum*×*N. glutinosa*）F_1 に *N. tabacum* を2回戻し交雑し自殖を3回行なつた世代で 24_{II} の染色体を持つ系統が得られた。Holmes (1938) は *N. glutinosa* のタバコモザイク病抵抗性を導入するため *N. tabacum*×*N. glutinosa* の複2倍体に *N. tabacum var.* Samsoun を2回戻し交雑し，さらに2回自殖した子孫から，抵抗性の固定した Holmes Samsoun を作成した。Mallah (1943) はこの系統について細胞学的研究を行なつた結果，$2n=24_{II}$ の染色体数を持つていることを明らかにした。その後 Gerstel (1943) はこの系統の染色体構成を明らかにするため，研究を行なつた。すなわち Holmes Samsuon×*N. tabacum* の F_1 はタバコモザイク病に抵抗性を示し花粉母細胞減数分裂の第1中期において 23_{II} と2個の1価染色体とを持ちその後の分裂は不規則で花粉の不稔率は 83—93%で，高度の不稔性である。また F_1×*N. tabacum* の子孫のタバコモザイク病抵抗性個体の染色体数を観察した結果，1つは F_1 と同様に，$23_{II}+2_{I}$ で高度不稔性，他の1つは $24_{II}+1_{I}$ で高度の稔性を持つていた。

これらの結果から *N. glutinosa* のタバコモザイク病抵抗性遺伝子を含む染色体を g，*N. tabacum* のそれを t で示すと，Holmes Samsoun は $23_{II}+gg$，*N. tabacum*×Holmes Samsoun F_1 は $23_{II}+tg$，F_1×*N. tabacum* の子孫の1つは，$23_{II}+tg$，他は $24_{II}+g$ のそれぞれ染色体構成を持つていると結論した。このように *N. glutinosa* のタバコモザイク病抵抗性遺伝子を含む g 染色体は，置換した *N. tabacum* の染色体と全く対合しないことから，両染色体は非相同（non-homologous）であると考えられる。

これに反して *N. glutinosa* のうどんこ病抵抗性遺伝子を含む g^p 染色体は *N. tabacum* の t^p と常に対合することから，両染色体は相同である。したがつてタバコモザイ

ク病抵抗性の 23Ⅱ＋tg は分裂が不規則で高度の不稔性を示すが，うどんこ病抵抗性の 23Ⅱ＋t^pg^p は分裂が正常で稔性も高い。元来 *N. glutinosa* は *N. tabacum* に最も近縁な種と考えられており，両種の交雑は比較的容易で，KOSTOFF(1935)やその他の研究者により，F_1 の花粉母細胞の減数分裂第1中期において 2—6 個の 2価染色体が観察されている。また竹中（1953）は *N. tabacum var.* Bright Yellow×*N. glutinosa* の F_1 の花粉母細胞で 2—6 個，平均して4個の2価染色体が最も多く出現することを報告している。これらの結果から *N. glutinosa* のうどんこ病抵抗性を含む g^p 染色体は，恐らくこの4個の相同または半相同（homologous or semi-homologous）染色体の1つと考えられる。

このように t^p と g^p の染色体は対合し，分裂も正常であるから，抵抗性系統 23Ⅱ＋t^pg^p を自殖すると 23Ⅱ＋t^pt^p，23Ⅱ＋t^pg^p，および 23Ⅱ＋g^pg^p の染色体構成を持つ子孫が1：2：1の割合で出現する。また 23Ⅱ＋t^pg^p×*N. tabacum* の子孫からは，23Ⅱ＋t^pt^p と 23Ⅱ＋t^pg^p との2種類の個体が1：1の比で出現すると考えられる。この中で g^p 染色体を含む子孫は，うどんこ病に抵抗性であるから，前者では抵抗性3：罹病性1，後者では1：1の分離比を示すべきである。しかし実際の分離は F_3 世代では抵抗性 1.63：罹病性1，F_3×*N. tabacum* では抵抗性 0.47：罹病性1の比率を示し，理論比とかなり異なつている。これが原因は減数分裂の不規則性よりも，むしろ抵抗性と罹病性との判別の誤りによるものと考えられる。

前に述べたように *N. glutinosa* の免疫性遺伝子は *N. tabacum* に導入されると，高度の抵抗性を示すが，下位葉の1部はわずかに罹病する。したがつて検定時の環境条件によつては，抵抗性と罹病性とを正確に判別することが困難な場合があるからである。前に述べたごとく，本実験において 23Ⅱ＋g^pg^p の染色体構成を持つ抵抗性の固定系統は，未だ得られていないが，これらの系統はヘテロ個体の自殖によつて理論的には容易に得られるから，今後多数の個体を扱うことによつて育成できると思われる。

著者は数年前に新らしく Holmes Samsoun の種子を入手して，この系統について研究を行なつた。抵抗性を検定するため，タバコモザイク病を人工接種した所，壊疽斑点（necrotic spot）を生じ，明らかに抵抗性の反応を示した。細胞学的所見によると，花粉母細胞減数分裂第1中期で 24Ⅱ の染色体が見られ，分裂は全く正常に行なわれている。形態は写真9に示すごとく葉は小さく，着葉数は多く，トルコ種の特徴を持ち，かつ親の Samsoun 品種と形態的および生育習性等によつては，全然区別することができない。

Holmes Samsoun 種がタバコモザイク病抵抗性品種としてトルコ種の産地で栽培されているか否かは明らかでないが，このように *N. tabacum* の染色体と *N. glutinosa* の1対の染色体が置換された系統が，機能的に何等の障害を起さないことは，注目すべき現象である。これらの事実からうどんこ病抵抗性の固定系統，23Ⅱ＋g^pg^p は，置換した t^p 染色体の相同（homology）から考えて標準品種に近似した特性を持つものと推定され

る。Holmes (1938) の育成した Holmes Samsoun 種は，種間交配によつて 1 つの種から，他の種へ抵抗性を導入することに成功した最初の例で，理論的にも実用的にも重要な意義を持つている。当時のタバコ育種家は直ちにこれらを育種の素材として新品種の育成を始めた。しかしこれらの交配から得られた抵抗性の子孫は，いづれも葉が小さくかつ収量も少なく実用価値のある品種はすぐには育成されなかつた。これが原因として，当時の育種家は *N. glutinosa* のタバコモザイク病抵抗性遺伝子を含む染色体には，収量を低下させる実用上望ましくない遺伝子が含まれていると考えていた。したがつて抵抗性でかつ収量の多い品種を育成するためには，*N. glutinosa* の染色体の転座により，望ましくない遺伝子との連鎖を打破することが必要と考えていた。しかしこのような考え方は，次の 2 つの実験から恐らく誤りであると思われる。すなわち（a）*N. glutinosa* の 1 対の染色体を含むHolmes Samsoun はトルコ種の Samsoun 品種と形態的および生育上ほとんど差異がない。（b）Gerstel (1945) は 4n *N. tabacum var. purpurea*×*N. glutinosa* の子孫からタバコモザイク病に抵抗性で 24Ⅱ+g の染色体構成を持つ型を作成した。この系統は *N. tabacum* に *N. glutinosa* の抵抗性遺伝子を含む 1 個の染色体が附加されたもので，その形態および生育は親の *N. tabacum var. purpurea* と差異がない。これらの事実から *N. glutinosa* の g 染色体には，生育に悪い影響をおよぼす遺伝子は含まれていないと考えられる。Holmes Samsoun と標準品種との交配の子孫が，葉が小さく収量の少ないのは Samsoun 品種の特性に基づくものである。ゆえに最初の交配に使用する *N. tabacum* の品種が適当であれば，葉が大きくかつ収量の多い 23Ⅱ+gg，23Ⅱ+tg の型の系統の育成は可能であろう。本実験で 4n *N. tabacum* と *N. glutinosa* の交配から育成されたうどんこ病抵抗性の 23Ⅱ+t^pg^p の型の特性についてはすでに述べた。この型を実用に供するためには，まず 23Ⅱ+g^pg^p の型の育成が必要で，これは 23Ⅱ+t^pg^p の自殖によつて作成できる。他方 *N. tabacum* の t^p 染色体と *N. glutinosa* の g^p 染色体は対合する能力を持つているので，両染色体間の乗換（crossing-over）により，染色体数 n=24 を持ちかつ抵抗性の固定した新品種の育成も可能である。

実験 2.　野火病抵抗性の種間移行

タバコ野火病（wild fire）は *Pseudomonas tabacci* の寄生によつて起る病害で，葉に褐色の病斑を生じ，著るしい被害を与える。わが国では黄色種の被害が激甚なため，抵抗性品種の育成が要望されている。Clayton (1947) は *N. tabacum*×*N. longiflora* の子孫から，抵抗性固定系統の TL 106 を育成した。幸い本系統を分譲してもらつたので，黄色種との交配を行ない，その子孫について研究を行なつた。

A. 実　験　結　果

（1）　人工接種法

野火病の接種方法には色々あるが，本実験では撒布法によつた。4週間目の苗を写真10に示すごときバットに 25 本殖え処理前 24 時間湿室に保ち，自然の水浸を起さしめる。その後 10 倍および 100 倍に稀釈した細菌の懸濁液を撒布し，直ちに再び 24 時間湿室に保つた。処理後は 25°C―30°C の温室内に保つと，罹病性品種は 3―4 日目頃から発病し葉が枯死する。接種菌の濃度が高いほど罹病性品種の被害は著るしく，抵抗性との判別が容易であるので，本実験では 10 倍の濃度を用いた。

病原菌の培養：病原菌は九州の産地で罹病した株から専売公社鹿児島試験場で分離して培養した系統を用い，培養基は馬鈴薯煎汁液で 24 時間 29°C―30°C の定温器内で培養したものを接種用原液とした。この方法によると抵抗性と罹病性とを正確に判別できるとともに，接種は幼植物の時代に行なうから，一度に多数の個体を扱うことができ育種には適している。この場合撒布後 30°C の高温で多湿の条件に保つことが大切で，低温の場合は発病が完全でなく，抵抗性と罹病性との判別が困難となる。

（2） 細胞学的研究

（a）TL 106　実験に使用した TL 106 は Clayton (1947) によつて *N. tabacum* の黄色品種と *N. longiflora* の F_1 の個体とから偶然に発生した稔性のある花に黄色種を戻し交雑した子孫の自殖によつて成立したものである。氏は TL 106 について細胞学的研究を行なつていないので，その染色体構成を明らかにしていない。よつて著者はこの系統について研究を行なつた。

栽培種ブライトエローの染色体数は花粉母細胞減数分裂第1中期において 24Ⅱ の染色体が見られ，その後の分裂も全く正常である。これに反して TL 106 は写真 11―a に示すごとく，第1中期で 25 対の2価染色体が見られる。第2分裂も正常に行なわれ両極で 25 個づつの染色体が数えられる。またこの系統の子孫は，すべて抵抗性を示し罹病性個体はほとんどなかつた。(TL 106×ブライトエロー) F_1：花粉母細胞減数分裂第1中期において 24 個の2価と1個の1価染色体すなわち 24Ⅱ＋1Ⅰの染色体が見られ，1価染色体が形が小さく赤道板から離れていることが多い(写真 11―b)。1価染色体は対合しないから，いづれかの極へ行くか，あるいは遅滞染色体 (lagging chromosome) として途中に残されることもある。したがつて分裂は多少不規則で減数分裂第2中期で 25 個と 24 個との染色体数が数えられる。今 *N. longiflora* の野火病抵抗性遺伝子を含む染色体を l として表わすと TL 106 は 24Ⅱ+ll，F_1 は 24Ⅱ+l の染色体構成を持つている。

花粉4分子の研究：減数分裂の不規則性は花粉4分子に含まれる小核 (micronuclei) の出現率によつても測定することができる。すなわち小核は花粉母細胞減数分裂第1中期においていづれの極へも行かずに残された対合しない染色体によつて形成される。これらは細胞膜が形成されるとミクロサイトとなる (写真 12)。ブライトエロー，TL 106，F_1 および F_2 の染色体の不規則性を知るために花粉母細胞の4分子時期に含まれるミクロサ

第13表　ブライトエロー，TL106 および F_2 世代の花粉四分子におけるミクロサイト出現率
Table 13.　Percentage of pollen tetrads with microcytes in Bright Yellow, TL 106, and their F_1 and F_2

個体群および番号 Population & plant No.	1Mにおける観察細胞数 Number of cells observed at 1M	染色体接合 Chromosome configuration	正常四分子数 Number of normal tetrads	ミクロサイトを持つ四分子数 Number of tetrads with microcytes	ミクロサイトを持つ四分子率 Percentage of tetrads with microcytes
Bright Yellow	7	24II	1200	7	0.5
TL 106		25II	2646	41	1.5
F_1	13	24II+1I	1458	421	22.4
F_2 Resistant					
R-No. 1	5	25II	1687	23	1.3
R-No. 2	6	24II+1I	700	132	15.8
R-No. 3	4	24II+1I	421	97	18.6
R-No. 4	4	24II+1I	1000	177	15.0
R-No. 5	5	24II+1I	950	180	15.9
R-No. 6	4	24II+1I	910	207	18.5
F_2 Susceptible					
S-No. 1	6	24II	1100	8	0.7
S-No. 2	5	24II	1010	9	0.8
S-No. 3	6	24II	980	7	0.7

イトを持つ4分子を調査した結果は第 13 表の通りである。

表に示すごとくブライトエローのミクロサイト出現率は 0.5％ で非常に低く，このことは減数分裂が正常に行なわれていることを示している。TL 106 は 1.5％ で同様に低く，1対の附加染色体が含まれているにもかかわらず分裂は正常である。これに反して F_1 は 22.4％ で著るしく高く，これは減数分裂において接合しない1価染色体の不規則分裂によるものである。このような1価染色体の消失は，後に示すように F_2 における抵抗性の分離比に著るしい影響をおよぼしている。

次に F_2 世代の抵抗性と罹病性個体とについて調査した結果によると，抵抗性の R-No. 2—R-No. 6 の個体はともに減数分裂第1中期で染色体数は F_1 と同様に，24II＋1Iの染色体構成を持ち，ミクロサイトの出現率は 15—18％を示している。F_1 と F_2 との抵抗性で出現率は異なつているが，これは調査時期の環境条件特に気温の差によるものと考えられる。これに対して F_2 で罹病性の S-No. 1—No. 3 は第1中期で 24 対の染色体数が見られ分裂も全く正常である。花粉4分子のミクロサイト出現率も 0.7—0.8％で，分裂が規則正しいことを示している。これらの個体は野火病に罹病性であることから，減数分裂の過程で野火病抵抗性遺伝子を含む *N. longiflora* の染色体を消失したものである。F_2 の抵抗性個体 R-No. 1 は第1中期において 25 対の2価染色体数が観察され，その後の分裂も全く正常である。花粉4分子におけるミクロサイトの出現率も 1.3％で TL 106 と同程度であつた。この個体は F_1 の減数分裂で *N. longiflora* の染色体を含む配偶子（gamete）ができ，それらの結合によつて生じたものと考えられる。

（b） Burley 21 細胞学的所見：本品種は CLAYTON および HEGGESTAD (1951) によつて TL 106 にバーレー品種を6回戻し交雑し，さらに自殖を行なつて育成された。野火病

第14表　ブライトエロー，Burley 21 および F_1 の花粉四分子におけるミクロサイト出現率
Table 14.　Percentage of pollen tetrads with microcytes in Bright Yellow, Burley 21 and F_1

品種 Variety	染色体接合 Chromosome configuration	正常四分子数 Number of normal tetrads	ミクロサイトを持つ四分子数 Number of tetrads with microcytes	ミクロサイトを持つ四分子率 Percentage of tetrads with microcytes
Bright Yellow	24Ⅱ	1264	7	0.5
F_1	24Ⅱ	1725	107	5.8
Burley 21	24Ⅱ	1773	42	2.3

に抵抗性であるとともに，収量も多く品質も優良で，現在米国で最も広く栽培されている品種である。写真 13—a に示すごとく Burley 21 の花粉母細胞減数分裂第1中期において常に 24 対の2価染色体が見られ，第2分裂も全く正常である。また（Burley 21×ブライトエロー）F_1 の染色体は，写真 13—b に示すごとく第1中期で 24 対の2価染色体が見られその後の分裂も全く正常であつた。

花粉4分子の研究：ブライトエロー，Burley 21 および F_1 の花粉4分子におけるミクロサイトの出現率は第 14 表の通りである。

すなわち Burley 21 は 2.3%，（ブライトエロー×Burley 21）F_1 は 5.8% でブライトエローよりやや高い。このことは F_1 および Burley 21 は，ブライトエローより分裂がやや不規則であることを示している。Burley 21 および F_1 の細胞学的研究結果から，本品種は染色体数 2n＝24Ⅱで，かつ野火病に抵抗性を持つていることから *N. longiflora* の遺伝子を含んでいることは確かである。またブライトエロー×Burley 21 の F_1 の染色体の対合から考えて *N. longiflora* の抵抗性遺伝子を含む染色体の部分と *N. tabacum* の染色体との転座によつて成立していると考えられる。

（3）稔　　性

ブライトエロー，TL 106 および F_1，F_2 の稔性を比較するため，酢酸カーミンで染

第15表　ブライトエロー，TL 106，F_1 および F_2 の不良花粉率
Table 15.　Percentage of abortive pollens in Bright Yellow, TL 106, F_1 and F_2

個体群および番号 Population & plant No.	染色体数 Chromosome number	正常花粉粒数 Number of normal pollens	不良花粉粒数 Number of abortive pollens	不良花粉率 Percentage of abortive pollens	稔性 Fertility
Bright Yellow	2n＝48	1030	132	11.4	high
TL 106	2n＝50	1002	110	9.9	low
F_1	2n＝49	932	155	11.9	high
F_2 Resistant					
R-No. 1	2n＝50	1000	121	10.7	low
R-No. 2	2n＝49	552	69	11.1	low
R-No. 5	2n＝49	727	88	10.7	low
R-No. 6	2n＝49	490	75	13.2	low
F_2 Susceptible					
S-No. 1	2n＝48	676	55	7.5	high
S-No. 2	2n＝48	890	135	13.1	high

第16表 ブライトエロー，Burley 21 および F_1 の不良花粉率
Table 16. Percentage of abortive pollens in Bright Yellow, Burley 21 and F_1

品種 Varieties	染色体数 Chromosome number	正常花粉粒数 Number of normal pollens	不良花粉粒数 Number of abortive pollens	不良花粉率 Percentage of abortive pollens (%)	稔性 Fertility
Bright Yellow	2n=48	1030	132	11.4	high
F_1	2n=48	877	135	13.3	high
Burley 21	2n=48	873	112	11.5	high

色し，不良花粉粒の百分率を調査した結果は，第 15 表に示す通りである。

すなわちブライトエロー，TL 106 および F_1，F_2 の不良花粉粒は 7—13% で非常に低く，それらの間に差異は認められない。F_1 および F_2 R-No. 2—No. 6 の染色体構成は 24Ⅱ+1Ⅰで，分裂は多少不規則であるが，これは花粉粒の良否に影響をおよぼさないようである。次にブライトエロー，Burley 21 および F_1 の不良花粉粒の百分率を示すと第 16 表の通りである。

各品種および F_1 は，ともに不良花粉率は低く，11—13% で各系統間に差異は認められない。

着蒴数および種子量：上に示したごとく，各品種および F_1 では，花粉粒はいづれも良好であるが，着蒴数および蒴中の種子量には著るしい差異が認められる。すなわち TL 106 は1個体当りの開花数は標準品種に比較して著るしく少なく，蒴も小さくブライトエローの$\frac{1}{3}$位である。TL 106×ブライトエロー F_1 は開花数および着蒴数はブライトエローと同様であるが，朔はやや小さい。蒴中の種子量は蒴の大きさに正比例し，TL 106 はブライトエローの$\frac{1}{3}$程度で少なく，かつ発芽不能の種子も含まれている。Burley 21 および F_1 は開花数，着蒴数および含有種子量等はブライトエローと差異は認められない。TL 106 は着蒴数も少なくかつ蒴中の種子量も少ないが，TL 106 にブライトエローの花粉を授粉すると，自殖の場合より蒴も大きくかつ種子量も多い。TL 106 は花粉母細胞の分裂も正常でかつ花粉粒も正常であるにもかかわらず，種子量が著るしく少ない。これが原因は明らかでないが，TL 106 の生理的変化に関係があると考えられる。また TL 106 の自殖よりもブライトエローの花粉を授粉すると，種子量が多いことから，n+1 の染色体を持つ花粉粒よりも n の方が授精率が高いと思われる。このように 25Ⅱ の染色体数を持つ TL 106 は標準品種に比較して稔性が著るしく低下している。しかしタバコは他の作物に比較して多量の種子を生産する。したがつて稔性の低い TL 106 も相当量の種子が得られ，この系統を育種に利用するに当つて，この程度の種子量の減少は何等の障害ともならない。TL 106 の発芽は他の品種に比較して 1—2 日位遅れるが，発芽率は 90% 位で良好である。

第17表 F_1, F_2 および戻し交配の子孫における野火病抵抗性の分離
Table 17. Segregation for the wildfire resistance in F_1, F_2 and backcrossed progenies

品種および交配 Varieties & crosses	供試体数 Total number of plants	抵抗性個体数 Number of resistant plants	罹病性個体数 Number of susceptible plants	抵抗性：罹病性の比率 Actual ratio: R to S	抵抗性：罹病性の理論比 Theoretical ratio: R to S
Bright Yellow	107	0	107	—	—
TL 106	107	104	3	—	—
(B. Y. ×TL 106)F_1	121	121	0	—	—
(B. Y. ×TL 106)F_2	225	31	194	1 : 6.2	3 : 1
B. Y. ×(B. Y. ×TL 106)	424	87	337	1 : 3.8	1 : 1
(B. Y. ×TL 106)× B. Y.	173	51	122	1 : 2.3	1 : 1

（4） 細胞遺伝学的研究

抵抗性の遺伝性を知るため，ブライトエロー，TL 106, F_1, F_2 およびブライトエロー×（ブライトエロー×TL 106）とその逆交配の6系統を供試し，撒布法によつて人工接種を行ない抵抗性と罹病性との分離比を調査した。接種は 3—4 回にわたつて行なつた結果を平均したもので，分離は第 17 表に示す通りである。

写真 14—a に示すごとく，罹病性のブライトエローは全葉が侵され生育が止まるかあるいは枯死する。これに反して *N. longiflora* および TL 106 は全然発病せず，高度の抵抗性を示した。TL 106 は極く稀れに発病する個体が見られるが，これが環境条件によるものかあるいは抵抗性を消失したことによるか明らかでない。(ブライトエロー×TL 106) F_1 は写真 14—b に示すごとく，TL 106 と同様に全然発病しなかつた。これらの結果から *N. longiflora* の持つ野火病抵抗性は完全優性遺伝子 (complete dominant gene) に支配されていると考えられる。CLAYTON (1947) は TL 106×黄色種の F_1 を苗の時代に人工接種した 1350 本から5本発病したことを報告している。

(ブライトエロー×TL 106) F_2 は抵抗性 31：罹病性 194 に分離し，その比率は1：6.2，またブライトエロー×（ブライトエロー×TL 106）は1：3.8，その逆交配では1：2.3 の分離比を示した。F_1 は前に述べたごとく，24Ⅱ+1Ⅰ の染色体構成を持つている。もしも *N. longiflora* の1価染色体が減数分裂で消失することなく均等に分裂すると仮定すれば，各交配組合せの理論上の分離は第 18 表のようになる。

第18表 (B.Y.×TL106)F_2, B.Y.×(B.Y.×TL106) および逆交配における接合子の染色体構成
Table 18. Diagramatical table showing gamates and zygotes in (B. Y. ×TL 106) ×B. Y., its reciprocal cross and its F_2

(B. Y. ×TL 106)F_2

♀ \ ♂	n	n+1
n	nn	nn+1
n+1	nn+1	nn+11

(B. Y. ×TL 106)×B. Y.

♀ \ ♂	n	n
n	nn	nn
n+1	nn+1	nn+1

B. Y. ×(B. Y. ×TL 106)

♀ \ ♂	n	n+1
n	nn	nn+1
n	nn	nn+1

この中で *N. longiflora* の1染色体を含む接合子は抵抗性を示すから，F_2 では抵抗性3：罹病性 1，戻し交雑およびその逆交配では，それぞれ1：1の分離比を示すべきである。しかし実際の分離比は理論比と異なり抵抗性の個体が激減している。これが原因として次のことが考えられる。（1）減数分裂における *N. longiflora* 染色体の消失，（2）n と n+1 の染色体を持つ配偶子の授精力の差異。

24Ⅱ+1 の減数分裂における不規則性は第 13 表のミクロサイトの出現率に示すごとく15—22% でかなり高い。花粉母細胞の分裂において *N. longiflora* の染色体が消失すると4分子の小胞子（microspore）は n 染色体だけを持つ花粉を生じ，その出現率が高ければ高いほど，n 染色体を持つ配偶子が多くなり n+1 が減少する。したがつて 24Ⅱ+1 の染色体を持つ接合子の数が減少し，抵抗性と罹病性との分離比が乱れてくる。また24Ⅱ+1 のミクロサイトの出現率は夏期の高温時期は高く低温時期には低くなる。これは減数分裂が環境条件によつてかなり左右されるからである。

次に花粉の競争授精については第 17 表のブライトエロー×(ブライトエロー×TL106)とその逆交配の（ブライトエロー×TL 106）×ブライトエローの抵抗性の分離を比較して見ると，前者は1：3.8 後者は1：2.3 の比を示している。すなわち（ブライトエロー×TL 106）F_1 を花粉親とした方が，罹病性の比率が高く，このことは n+1 より n 染色体を持つ花粉の授精率が高いことを意味している。本実験において（ブライトエロー×TL 106）F_2 が戻し交雑の場合よりも抵抗性の比率が著るしく低くなつているが，この原因は明らかでない。(ブライトエロー×TL 106）F_2 の子孫から生ずる 24Ⅱ+Ⅱ の染色体構成を持つ個体について調査した。第1回目の実験で，125 個体から 19 本の抵抗性が得られ，この内1個体が 25Ⅱ の染色体数を持つていた。Clayton（1948）は（TL 106×罹病性品種）F_2 では，抵抗性1：罹病性 5.25 の分離比を示したことを報告しているが，これらの結果は本実験と良く一致している。しかし （TL 106×罹病性品種)×罹病性品種の交配では1：41.4 を示し，抵抗性が著るしく少ないことを認めている。

第19表 Bright Yellow×Burley 21 の交配の F_1，F_2 における野火病抵抗性の分離
Table 19. Segregation for the widfire resistance in the F_1, F_2 of the cross (Bright Yellow×Burley 21)

品種および系統 Varieties & lines	供試本数 Total number of plants	抵抗性個体数 Number of resistant plants	罹病性個体数 Number of susceptible plants	抵抗性：罹病性の比 Ratio : R to S
Bright Yellow	125	0	125	—
Burley 21	125	125	125	—
(B. Y. ×Burley 21)F_1	125	125	0	—
(B. Y. ×Burley 21)F_2	141	104	37	2.81：1
(B. Y. ×Burley 21)×B. Y.	393	184	209	1：1.13

遺伝子分析：野火病抵抗性の遺伝子を明らかにするため，Burley 21×ブライトエローの F_1，F_2 および戻し交雑の世代について抵抗性の検定を行なつた結果は第 19 表に示す通りである。

表に示すごとく Burley 21 および（ブライトエロー×Burley 21）F_1 は TL 106 と同様に，全然発病せず高度の抵抗性を示した（写真 10)。F_2 では写真 15 に示すごとく抵抗性 104：罹病性 37 で 2.8：1，また戻し交雑世代では，抵抗性 184：罹病性 209 で 1:1.1 にそれぞれ分離した。これらの結果から，野火病抵抗性は優性単一因子（dominant single gene）に支配されていると推定され，これらの結果は CLAYTON (1951) の実験と一致している。

（5） 生育および形態的特性

生育：CLAYTON の育成した TL 106 は，交配に黄色品種の *N. tabacum* が使用されているため，明らかに黄色種の特性を持つている。TL 106，ブライトエロー， ヒックスおよびそれらの F_1 について生育および形態的性質について研究を行なつた。F_1 は両親より発芽も早く，TL 106 はブライトエローより 2 日位発芽が遅れる。 初期の生育は写真 10 に示すごとく，TL 106 が最も遅れ，（ブライトエロー×TL 106）F_1，（ヒックス×TL 106）F_1 はともに生育が旺盛で明らかな雑種強勢（heterosis）が見られる。移植適苗（11 枚苗）に達するには F_1 は ブライトエロー，ヒックスより 2 日位早く， TL 106 は逆に 5—6 日遅れる。 したがつて F_1 は苗の時代に明らかに両親と区別することができる。

これらの各系統を 4 月 17 日に圃場とポットとに移植して，その後の生育を比較した。移植後 3 週間目までは F_1 の生育が旺盛で明らかに雑種強勢の現象が見られたが，その後は標準品種との間に差異が認められなくなつた。 これに反して TL 106 は生育が遅れ，

第20表 ポット栽培し 30 日後に測定した Hicks，TL 106 および F_1 の生長量の比較
Table 20. Comparison of the growth of Hicks, TL 106 and F_1 measured 30 days after planting on the pot

品種 Varieties	植物体の部分 Part of plant	1 個体当り新鮮重 Fresh weight per plant (gr)	1 個体当り乾物重 Dry weight per plant (gr)	乾物率 Percentage of dry matter
Hicks	葉＋茎 Leaves+Stem	178.4	18.25	10.2
	根 Root	43.6	4.0	9.2
F_1	葉＋茎 Leaves+Stem	154.8	15.2	9.9
	根 Root	37.4	3.8	10.2
TL 106	葉＋茎 Leaves+Stem	84.2	6.43	7.8
	根 Root	17.8	1.43	8.2

注：ワグナーポット 5 万分 1，試料は 10 個体平均。

第21表 ポットに栽培し移植 40 日後に測定した Hicks, TL 106 および F_1 の生長量の比較
Table 21. Comparison of the growth of Hicks, TL 106 and F_1 measured 40 days after planting on the pot

品 種 Varieties	植物体の部分 Part of plant	1個体当りの新鮮重 Fresh weight per plant (gr)	1個体当りの乾物重 Dry weight per plant (gr)	乾物率 Percentage of dry matter
Hicks	葉 Leaf	171.8	25.0	14.5
	茎 Stem	40.8	4.4	10.8
	根 Root	31.2	7.0	22.4
F_1	葉 Leaf	179.0	23.8	13.3
	茎 Stem	50.4	5.8	11.5
	根 Root	29.8	7.6	25.5
TL 106	葉 Leaf	100.0	9.8	9.8
	茎 Stem	17.6	0.8	4.6
	根 Root	18.0	2.4	13.3

前の2系統と差異が顕著となつた。ポットに栽培したヒックス，TL 106 および F_1 を移植後 30 日目の5月 18 日に植物体全部を取り，地上部および地下部の新鮮重と乾物重とを測定した結果は第 20 表の通りである。すなわち地上部，地下部は新鮮，乾物重ともにヒックスの方が F_1 より重く，TL 106 は逆に著るしく少なく，これは生育が遅れていることを示すものである。さらに 10 日後5月 28 日に測定した結果は第 21 表の通りである。

ヒックスおよび F_1 は，すでに開花していたが，TL 106 は未だ開花せず後1週間を要する。

葉茎および根などでは，いづれも新鮮重は F_1 の方がヒックスより重いが，乾物重はヒックスの方が多く，根はやや F_1 が多い。

これに反して TL 106 は，葉茎および根ともに F_1 およびヒックスに比較して著るしく少なく，これは生育が劣り，かつ生育が遅延していることによるものである。乾物率は葉ではヒックスがやや高く，茎では差異がなく，根では F_1 が高く，また TL 106 は葉茎および根で著るしく前2者より低い。以上はポットに栽培した場合であるが，圃場に栽培して生育を比較した結果は第 22 表の通りである。

6月 12 日の開花期の特性は写真 17 と表に示すごとく，ヒックスの方が幹丈はやや高く最大葉も長さ巾ともに F_1 より大きい。発蕾期，開花期および地上葉数には差異は認められない。これに対して TL 106 は幹丈も低く葉も著るしく小さく開花期も F_1 より8日遅れている。各系統の収量は立枯病が発生したため，正確に比較することはできなかつたが，ヒックスの方が F_1 よりやや多く品質についてはほとんど差異がなかつた。これに反

第22表 圃場に栽培した Hicks, TL 106, および F_1 の生育特性の比較
Table 22. Comparison of growth characters among Hicks, TL 106 and F_1 in the field

品種 Variety	抵抗性 Resistance	草丈 Height of plant (cm)	発蕾月日 Date of budding	開花月日 Date of flowering	着葉数 Number of leaves per plant	最大葉 Largest leaf 長 Length (cm)	幅 Width (cm)
Hicks	黒根病 Black root rot	148.9	6.5	6.12	13.5	62.7	33.4
F_1	黒根病 Black root rot 野火病 Wildfire	130.8	6.5	6.12	13.5	59.2	29.3
TL 106	野火病 Wildfire	113.9	6.11	6.18	12.1	52.1	21.6

して TL 106 は収量も少なく，品質も著るしく不良であつた。

以上のように F_1 は標準品種より収量はやや少ないが，黒根病および野火病に高度の抵抗性を持ち，病害の発生する産地には，十分実用価値を持つものと思われる。

本実験に示したごとく TL 106 は生育不良で品質も劣るが，CLAYTON (1946) の報告によると，圃場栽培の結果では幹丈 122.3 cm，地上葉数 19 枚で，最大葉は長さ 50.5 cm，巾 29.1 cm で，同時に栽培した標準品種よりわずかに小さい。実用品種に比較して腋芽の発生量がやや多いが，その他の形質については生育上特に望ましくない特性はないと述べている。これらの結果は本実験と著るしく異なつているが，これは栽培環境の差異に基づくものと考えられる。特に地上葉数が本実験では著るしく減少しているが，これは移植後の低温により異常発蕾したものと考えられ，ヒックスおよび F_1 も同様の傾向を示している。CLAYTON (1947) によれば TL 106×実用品種の F_1 はいづれも著るしい雑種強勢 (heterosis) を示すことを報告している。新鮮重で比較した結果によると，増加率は交配組合せによつて異なるが，最低 25% から最高 50% それぞれ親の品種より多いことを認めている。本実験では前に述べたごとく，生育初期には明らかに雑種強勢が認められるが，中期以後は全然認められない。これらは交配組合せの差異によるものか環境条件によるものか明らかでない。いづれにしても (TL 106×ヒックス) F_1 はヒックスより生育がやや劣つているが，これは TL 106 の特性と関係がある。前に述べたように本実験において，TL 106 の生育および品質は著るしく劣つている。これは本系統の育成に使用された品種が適当でないことも1つの理由である。本実験で (ブライトエロー×TL 106) F_2 世代で 25 対の染色体数を持つ個体を見出した。写真 18 に示すごとく，TL 106 に比して葉も大きく生育も良好で着葉数も 3 枚位多い。これはブライトエローの交配により，これらの形質が導入されたことによるものである。したがつて TL 106 に優良品種を戻し交雑し自殖することによつて，これらの形質を向上せしめることができる。またこれらの

系統に優性遺伝子に支配されている抵抗性を導入すれば，F_1 においていくつかの抵抗性を併有させることができ，その実用性は一層高くなると考えられる。

CLAYTON および HEGGESTAD (1951) によれば，TL 106 はそれ自身では実用価値を持たないが，優良品種を2回戻し交雑した世代で実用価値を持つ系統が得られたと報告している。彼らは TL 106 の染色体数を n=24 と考えていたが，これは誤りで戻し交雑から得られた系統は恐らく 24Ⅱ＋1Ⅰ の染色体数を持つていると考えられる。

単位面積の気孔数：染色体数の増加に伴なう形質の変化を知るために，葉の裏面の表皮の気孔数および大きさを測定した。単位面積当りの気孔の数は葉の生長に伴なつて変化するから，同一条件で栽培した同一着葉位から数ヵ所取り，1視野中に含まれる数を比較した。ブライトエロー，TL 106 および F_1 の測定結果は第 23 表の通りである。

写真 19 および表に示すごとく上位葉の1視野中の数はブライトエローは15.2，TL106 および F_1 は 11.4 で前者との間に明らかなる差が見られ，また気孔の孔辺細胞は後者の方がやや大きい。TL 106 と F_1 とでは数および大きさには差が認められない。

次に（ブライトエロー×TL 106）F_1 世代の抵抗性と罹病性の系統について比較した結果は第 24 表の通りである。すなわち抵抗性系統は 7.8—8.5 で，TL 106 と同数を示

第23表　ブライトエロー，TL 106 および F_1 の葉における単位面積当りの気孔数

Table 23. Stomata number per unit square of the leaves of Bright Yellow, TL 106 and F_1

品種系統 Variety & line	染色体数 Chromosome number	観察視野数 Number of fields observed	気孔の総数 Total number of stomata	単位面積当りの気孔数 Number of stomata per unit square	摘要 Remarks
B. Y.	2n=48	35	532	15.2	upper
F_1	2n=49	45	513	11.4	leaves,
TL 106	2n=50	30	346	11.5	10×40

第24表　ブライトエロー，TL 106 および F_2 個体の単位面積当りの気孔数

Table 24. Stomata number per unit square of the leaves of Bright Yellow, TL 106 and F_2 population

品種および F_2 Variety & F_2	染色体数 Chromosome number	観察視野機 Number of fields observed	気孔の総数 Total number of Stomata	単位面積当りの気孔数 Number of stomata per unit square
B. Y.	2n=48	45	545	12.1
TL 106	2n=50	45	338	7.5
F_2 Resistant				
R-1	2n=50	45	369	8.2
R-2	2n=49	45	349	7.8
R-3	2n=49	40	340	8.5
F_2 Susceptible				
S-1	2n=48	45	504	11.2
S-2	2n=48	40	460	11.5
S-3	2n=48	45	549	12.2

し，罹病性系統は 11.2—12.2でブライトエローのそれと同数であつた。

以上の結果から単位面積当りの気孔の数は染色体数の増加と関係がある。すなわち *N. longiflora* の染色体が1個附加した 24Ⅱ＋1Ⅰと 24Ⅱ との間には明瞭な差異が認められる。しかし 24Ⅱ＋1Ⅰ と 25Ⅱ との間には差異が認められない。前に述べたように F_1 と標準品種は外部形態によつては両者を判別し難いが，気孔の数では容易に区別できる。したがつてこの方法によれば，人工接種を行なわなくても抵抗性（24Ⅱ＋1Ⅰ）と罹病性（24Ⅱ）とを容易に判別することができる。これと同様な傾向は *N. tabacum*×*N. plumbaginifolia* から得られた疫病抵抗性の 24Ⅱ＋PⅠと罹病性（24Ⅱ）との間にも認められる。このように染色体が1個附加しても，気孔の数および大きさに影響を与えていることから，形態的な差異は少なくても生理作用に何等かの変化をおよぼしていることは考えられる。

（6） ニコチン含量

1958 年に圃場に栽培し，黄色乾燥した上位葉についてニコチン含量を測定した結果ブライトエローは 5.52％，TL 106 は 1.11％ で両者の間に著るしい差異が見られた。1959 年にブライトエロー，TL 106 および F_1 の上位葉を青乾燥した試料について分析した結果は第 25 表の通りである。すなわちブライトエローは 3.62％ で最も多く，TL 106 は 2.72％ で逆に少なく，F_1 は 2.96％ で TL 106 に近い値を示した。同様な結果は CLAYTON および HEGGESTAD (1951) の実験から得られている。氏らは TL 106×罹病性品種の交配から選抜された抵抗性系統のニコチン含量は 1.83—2.88％，親の標準品種は 3.60—4.23％ で著るしい差異を認めている。これらの結果から *N. longiflora* の野火病抵抗性遺伝子を含む染色体には，ニコチンを低下する遺伝子が含まれ完全な連鎖を持つていると考えられる。この遺伝子が完全優性であるか否かは今後の研究に待たねばならないが，この遺伝子の導入によつてニコチン含量を低下させることは確かである。

以上の実験結果から *N. longiflora* の野火病抵抗性遺伝子を含む染色体には，実用上望ましくない遺伝子は含まれていないと考えられる。

第25表 ブライトエロー，TL 106 および F_1 の葉のニコチン含量
Table 25. Nicotine content of the leaves of Bright Yellow, TL 106 and F_1

品種 Variety	新鮮重 Fresh weight (gr)	乾物重 Dry weight (gr)	乾物率 Percentage of dry weight	ニコチン％ Percentage of nicotine
Bright Yellow	72.4	13.0	15.2	3.62
F_1	69.0	10.1	14.6	2.96
TL 106	51.3	6.0	11.7	2.72

注：試料は上位葉 30 枚の平均。

実 験 3. 疫病抵抗性の種間移行

タバコ疫病（black shank）は *Phytophthora parasitica Dastur var. nicotianae* の寄生によつて起る病害で，茎に寄生すると植物を枯死せしめ，葉に寄生すると大きい赤褐色の病斑を生じ，タバコの病害では最も被害の大きいものの1つである。わが国では特に在来種の被害が大きく抵抗性品種の育成が要望されている。野生種の *N. longiflora* および *N. plumbaginifolia* は在来種から分離した菌の系統に対して免疫病を持つている。著者は数年前からこれらの免疫性遺伝子を黄色種に導入するため実験を行なつた。

A. 実 験 結 果

（1） **人工接種法** バットに消毒した土壌を入れ1個当り4週間苗を 16 本植え，5週間苗の時期に接種した。菌の培養基はクエーカー・オート（Quaker oats）50 gr を数時間水に浸しワーリング・ブレンダー（Waring blender）にかけ寒天 15 gr を加え，これに水を加えて 100 cc とした。この培養基で 30°C で 7—10 日間培養し，1つのシャーレ当り水 250 cc を加えてワーリング・ブレンダーにかけて集落の懸濁液をつくつた。本液を1バット当り 50 cc 注入し， 接種後はバット内を過湿に保ち発病を容易ならしめた。接種は温室内で行ない温度は最高 32.5°C から最低 21.5°C に保つた。室内温度が高い場合は発病も急速でかつ均一であるが，温度が低下すると逆に不均一となる。接種が不完全のため罹病性個体が残されることがあるが，これらをポットに栽培すると生育中に罹病株は発病し抵抗性株だけ残される。

接種菌：疫病菌にはいくつかの系統が知られているが，本実験に使用した系統は秦野試験場で分離した P—6 である。

（2） **(4n ブライトエロー×*N. longiflora*) F_1** この交配は非常に困難で多数の交配により少量の種子を得た。F_1 の発芽も不良で幼植物の生育も悪くかつ畸型が多く，この内2個体だけ開花した。写真 20 に示すごとく葉は細長く葉肉は厚く茎の下部に密生する。これらの形質は明らかに *N. longiflora* の特性を示している。F_1 の染色体数は花粉母細胞減数分裂第1中期で 23—26 対の2価染色体と 10—12 個の1価染色体とが見られ，分裂は著るしく不規則で稔性も低く自殖によつては種子が得られず，ブライトエロー，およびヒックスを戻し交雑して種子を得ることができた。CLAYTON (1947) も同様な結果を報告しており，この種間雑種は F_1 の生育が著るしく不良な点で他の雑種と異なつている。

（3） **(4n ブライトエロー×*N. longiflora*) ×ヒックス** 戻し交雑した世代は発芽も比較的良好で，生育も普通に進み，F_1 のような畸型はほとんどなかつた。しかしその後の生育は個体によつて異なり，葉型やその他の形質もかなり分離した。これは恐らく *N. longiflora* の不安定な1価染色体を持つ個体の分離によるものと思われる。

抵抗性の検定：戻し交雑世代から人工接種により抵抗性の選抜を行なつた。正常な生育を

した苗 64 本について試験した結果，抵抗性 34：罹病性 30 に分離した。罹病性の ブライトエローおよびヒックスは 98% 発病し，*N. longiflora* は全然発病せず免疫性を示した。これらの抵抗性個体の中で諸形質がブライトエローおよびヒックスに最も近い個体を選抜し戻し交雑と自殖を行なつた。

細胞学的研究：戻し交雑世代の数個体について花粉母細胞減数分裂第 1 中期における染色体数を調査した。染色体数は個体によつて異なるが，24—25 対の 2 価と 3—5 個の 1 価染色体を持つものが多かつた。第 2 分裂も不規則で花粉粒も大小 2 型のものが見られた。酢酸カーミンで染色した結果不良花粉率は 10—43% で稔性も個体によつて著るしく異なり，着蒴数や蒴の大きさも標準品種に近いものもあつた。

（4） **(4n ブライトエロー×*N. longiflora*) BC_2**　ヒックスを 2 回戻し交雑したため諸形質は，さらにヒックスに近くなつたが，葉型には分離が見られた。形質の良好な個体を選抜し，64 本について人工接種により検定を行なつた結果，抵抗性 19：罹病性 45 に分離した。

細胞学的所見：抵抗性個体の中で形質が最も良好な数個体について花粉母細胞減数分裂第 1 中期で染色体数を調査した。No. 1 は 第 1 中期で 24 対の 2 価と 1 個の 1 価染色体が見られ，その後の分裂は多少不規則であつた。他の個体はいづれも 24 対と 2—3 個の 1 価染色体を持ち分裂はかなり不規則であつた。 No. 1 の特性は写真 21 に示すごとく，外観ではヒックスと区別することは困難で生育も良好で稔性も高かつた。

以上のごとく本実験では最初の種間雑種に *N. tabacum* を 2 回戻し交雑した世代で 1 個体ではあるが，24Ⅱ＋1 Ⅰの染色体構成を持つ型を選抜することができた。この個体は疫病に抵抗性であることから，*N. longiflora* の疫病抵抗性遺伝子を含む 1 個の染色体が導入されていると考えられる。VALLEAU および STOKES (1960) は *N. tabacum* のバーレー品種の疫病免疫性系統を育成するため，バーレー×*N. longiflora* の複 2 倍体にバーレーを戻し交雑し自殖を行なつて後代から抵抗性の固定した L 8 系統を育成した。この系統について細胞学研究を行なつた結果花粉母細胞減数分裂第 1 中期で 24 対の 2 価染色体を観察し，L 8 は *N. tabacum* の 1 対の染色体と *N. longiflora* の 1 対が置換して成立したものであることを明らかにした。

（5） **4n *N. tabacum*×*N. plumbaginifolia***　*N. plumbaginifolia* もまた疫病に免疫性であるが，CAMERON (1958) は 4 n *N. tabacum var. purpurea* × *N. plumbaginifolia* の子孫から 24Ⅱ＋PⅠの型，すなわち 24 対の 2 価と 1 個の野生種の染色体とを持つ抵抗性系統を作成した。著者は同氏より本系統の種子を分譲してもらい，これに *N. tabacum* を戻し交雑した世代について研究を行なつた。

抵抗性の検定：32 個体について人工接種を行なつた結果， 抵抗性 9 ：罹病性 23 に分離した。抵抗性の個体は *N. tabacum var. purpurea* の特性を持ち，葉は小さく卵型で，

着葉数は 17—18 枚，草丈は低く花色は濃紅色である。また抵抗性個体は自然では全然種子ができないので，ブライトエローを交配して採種した。24Ⅱ＋PⅠにブライトエローを交配した世代の 32 個体について人工接種を行なつた結果，抵抗性 6 ：罹病性 26 に分離した。抵抗性系統はいずれも自然条件下では種子が得られないので，ブライトエローおよびヒックスを戻し交雑した。

(6) **(24II+PI) BC_2** 抵抗性の検定：2 回目の戻し交雑はヒックスを交配し，その後代の 96 本について人工接種を行なつた。本実験は温室内の温度が低かつたため発病も遅れたが，接種後 2 週間目に調査した結果，抵抗性 16：罹病性 80 の分離比を示した。この内 9 個体を選抜し，ポットに栽培して特性を調査した。温度の上昇とともに 3 個体は開花前に発病し枯死した。残りの 6 個体が開花したが，5 個体は完全な不稔性を示し，1 個体は稔性が高く多数の蒴がついた。稔性の個体と不稔性の個体との特性は写真 22 に示すごとく，葉の大きさ，型および草丈，着葉数などには差異は見られなかつた。

細胞学的研究：不稔性の 5 個体について花粉母細胞減数分裂第 1 中期における染色体数を観察した結果，写真 23 に示すごとく調査した細胞はすべて 24 対の 2 価と 1 個の 1 価染色体とが見られた。1 価染色体は多くの場合赤道板から離れており，第 1 後期では，遅滞染色体が見られ，分裂は多少不規則である。 他方稔性の高い No. 6 は第 1 中期において 24対の 2 価染色体のみ見られ 1 価染色体は全然存在せず，その後の分裂は正常であつた。この個体は開花 2 週間後までは抵抗性の個体と同様な生育をしたが，その後発病し枯死した。したがつて No. 6 の個体は *N. plumbaginifolia* の染色体を消失した罹病性であるが，何かの原因で発病が著るしく遅れたものと考えられる。

花粉 4 分子の研究；抵抗性個体の減数分裂における不規則性を知るために，花粉 4 分子におけるミクロサイトの出現率を調査した結果は第 26 表の通りである。

表に示すごとく，No. 6 の罹病性個体はミクロサイト％が著るしく低く， このことは減数分裂が正常に行なわれていることを示している。これに反して No. 1—No. 5 の抵

第26表 疫病抵抗性および罹病性系統の花粉四分子におけるミクロサイトの出現率

Table 26. Percentage of pollen tetrads with microcytes in the resistant and susceptible lines to black shank

系統および個体番号 Lines & plant No.	1 Mで観察した細胞数 Number of cells observed at 1 M	染色体接合 Chromosome configuration	正常四分子数 Number of normal tetrads	ミクロサイトを持つ四分子数 Number of tetrads with microcytes	ミクロサイトを持つ四分子の率 Percentage of tetrads with microcytes
Resistant					
No. 1	6	24Ⅱ＋1Ⅰ	266	165	38.3
No. 2	4	24Ⅱ＋1Ⅰ	260	75	22.4
No. 3	5	24Ⅱ＋1Ⅰ	297	33	10.0
No. 4	5	24Ⅱ＋1Ⅰ	400	75	15.8
No. 5	6	24Ⅱ＋1Ⅰ	317	149	31.8
Susceptible					
No. 6	7	24Ⅱ	930	11	1.2

第27表　疫病抵抗性と罹病性系統の不良花粉率
Table 27. Percentage of abortive pollens of the resistant and susceptible line to black shank

系統および個体番号 Lines & plant No.	染色体数 Chromosome number	正常花粉粒数 Number of normal pollens	不良花粉粒数 Number of abortive pollens	不良花粉率 Percentage of abortive pollens	稔性 Fertility
Resistant					
No. 1	2n=49	5032	7161	58.7	low
No. 2	2n=49	1959	5406	73.4	low
No. 3	2n=49	1291	2920	69.3	low
No. 4	2n=49	3525	9686	73.3	low
No. 5	2n=49	2490	7961	76.2	low
Susceptible					
No. 6	2n=48	2982	107	3.5	high

抗性個体はミクロサイトの出現率が著るしく高く，分裂の不規則であることを示している。抵抗性の個体間にミクロサイトの出現率に著るしい差異が認められるが，これが原因は現在のところ明らかでない。

稔性：抵抗性個体の不稔性の原因を知るために花粉粒の調査を行なつた結果は第 27 表および写真 24 に示す通りで，不良花粉の百分率は No. 1—No. 5 は 58—76% で著るしく高く，これに反して罹病性の No. 6 は 3.5% に過ぎない。すなわち抵抗性系統の不稔性は花粉不稔（pollen sterile）によるものである。

Cameron（1958）によれば 24Ⅱ+PⅠ の疫病抵抗性個体は 85% の花粉不稔を示し自殖によつては全然種子ができないと報告している。これに対して本実験では，自然では完全な不稔性を示すが，人工的に自家受粉すると半数以上は着蒴し，小量の種子が得られる。他方 24Ⅱ+1Ⅰ を母とし標準品種の花粉を交配すると 100% 着蒴し，蒴も大きく種子量も多い。またその逆交配では着蒴はするが，蒴は前者より小さく種子量も少ない。

花粉の退化：抵抗性個体の花粉不稔の原因を知るために，花粉母細胞の減数分裂の過程を調査した。抵抗性個体の減数分裂は対合しない *N. plumbaginifolia* の染色体を持つているため遅滞染色体の出現により，多少不規則であるが，第1中期，第2中期および4分子の形成も正常に行なわれている。その後4分子を包む細胞膜がとれて4個の花粉粒になると，直ちにある花粉粒は退化して死滅することが判明した。

花粉の退化についてCameronおよびMoav(1957)は疫病抵抗性遺伝子を含む *N. plumbaginifolia* の染色体には，花粉を殺す遺伝子（pollen killer gene）が含まれ両遺伝子が連鎖していると仮定している。そのため *N. plumbaginifolia* の染色体を含む n+PI の花粉が，正常な染色体数を持つ花粉を死滅させ，n+PI の花粉だけが残ると説明している。この推定が正しいとすれば，抵抗性系統の 58—76% の不良花粉粒は n 染色体を持ち，残りの 42—24% が n+1 の染色体を持つ花粉粒である。また Cameron（1957）は花粉を殺す遺伝子は花粉にのみ作用し，卵細胞には影響をおよぼさないと考えている。

第28表 疫病抵抗性系統および罹病性系統の葉の気孔数

Table 28. Number of stomata per unit square in leaves of the resistant and susceptible lines to black shank

交配組合 Lines & plant No.	染色体数 Chromosome number	観察視野数 Number of fields observed	気孔総数 Total number of stomata	単位面積当り気孔数 Number of stomata per unit square
Resistant				
No. 1	2n=49	42	298	7.0
No. 2	2n=49	31	196	6.3
No. 3	2n=49	40	268	6.7
No. 4	2n=49	35	252	7.2
Susceptible				
No. 6	2n=48	45	477	10.6
No. 7	2n=48	50	562	11.2

単位面積の気孔数：染色体数の増加に伴なう細胞の変化を知るために抵抗性と罹病性の個体について，野火病と同様な方法により表皮細胞に含まれる1視野当りの気孔の数を調査した結果は，第 28 表の通りである。

表および写真 25 に示すごとく，抵抗性個体の1視野当りの気孔の数は 6.3—7.2 個，罹病性個体は 10.6—11.2 個で，両者の間に明らかな差異が認められる。これらの結果は，前に述べた野火病抵抗性と罹病性のそれと一致し，染色体の1個の附加は単位面積当りの気孔の数および大きさに影響をおよぼすことは間違いない。

（7） (24II+PI) BC_3 （24Ⅱ+PⅠ）BC_2 の抵抗性個体 No.1 にヒックスを戻し交雑した世代について研究を行なつた。ヒックスを3回戻し交雑した結果，形態および生育習性はヒックスに近似してきたが，葉型は多少分離している。

抵抗性の遺伝：前に述べたごとく *N. plumbaginifolia* の疫病抵抗性遺伝子を含む染色体には花粉を殺す遺伝子を含み，両遺伝子は連鎖している。したがつて抵抗性個体は常に花粉不稔を示し，不稔性となる。このような連鎖を利用して本実験では，疫病の人工接種を行なわず開花期における花粉不稔によつて判別した。

葉型，草丈，着葉数，開花期などの特性は，写真26に示すごとく両者の間に全然差異は認められない。開花すると花粉稔性の個体は葯の裂開と同時に，多量の花粉が生ずるが，花粉不稔の個体は花粉が非常に少ないので，容易に区別することができる。花粉粒の良否率を調査した結果，不良花粉率は花粉稔性の個体では3.0—3.5%，花粉不稔の個体では90—92% を示し，明らかに差異が見られる。両者の分離比を知るため 52 個体について調査した結果，花粉不稔4：花粉稔性 48 に分離した。これらの花粉不稔個体は疫病抵抗性，花粉稔性個体は罹病性であることは，両者の連鎖から考えて間違いない。しかし花粉不稔によつて判別した分離比と疫病の人工接種による検定のそれとは多少異なり，本方法によつた場合抵抗性個体の出現率がやや低くなつているが，この原因は明らかでない。

単位面積の気孔数：開花時における同一着位の葉について1視野中（315 倍）の気孔の数

を調査した結果，花粉不稔個体は 8.0—8.5 個，花粉稔性個体は平均 10.0—10.5 個で前者が少なく，差異が認められた。

細胞学的研究：花粉母細胞減数分裂第1中期における染色体数を調査した結果，写真 27-b に示すごとく花粉不稔の個体には，24Ⅱと1個の1価染色体が見られ，その後の分裂も多少不規則であつた。他方花粉稔性の個体は 24Ⅱ で1価染色体はなく，分裂も正常であつた（写真 27-a)。以上のごとく（24Ⅱ+PⅠ）BC_3 の世代で，花粉不稔によつて判別した結果は，細胞学的研究および単位面積当りの気孔の数などの結果と一致している。今後これらの抵抗性個体に戻し交雑を続け黄色種の抵抗性品種を育成する予定である。

（8）（24II+PI）BC_2—F_1 抵抗性の遺伝：前に述べたごとく *N. plumbaginifolia* の染色体を含む疫病抵抗性個体は，高度の花粉不稔性のため自家不稔性である。著者は（24Ⅱ+PⅠ）BC_2 から選抜した抵抗性個体の中で，花粉不稔率の最も低い No. 1 に人工的に自殖を行なつた結果，小量の種子を得ることができた。これらの子孫の抵抗性の遺伝を知るために，開花期における花粉不稔性と稔性とによつて抵抗性と罹病性とを判別した。（24Ⅱ+PⅠ）BC_2—No. 1—F_1 の 47 個体について調査した結果，花粉不稔 43：花粉稔性 4 に分離した。形態および生育習性，着葉数，開花期などは写真 28 に示すごとく，両者の間に差異は認められなかつた。また花粉不稔の 15 個体，花粉稔性の 2 個体について，それぞれ花粉母細胞減数分裂第1中期で染色体数を調査した結果，前者では 24Ⅱ と1個の1価染色体，後者では 24Ⅱ の染色体が観察された。

Cameron（1958）は疫病抵抗性個体の不稔性の原因として，*N. plumbaginifolia* の染色体に含まれる花粉を殺す遺伝子を仮定し，この遺伝子を含む n+1 の花粉がこれを含まない花粉を死滅させると考えた。もしもこの説が正しいとすれば，自殖によつて生じた子孫は，n+1 の染色体数を持つ花粉と n および n+1 の卵核と結合する。したがつて接合子は nn+1Ⅰと nn+1Ⅱの2種類となり，これらはすべて疫病に抵抗性でなければならない。しかし実際には少数ではあるが，4個体疫病に罹病性（花粉稔性）の個体が分離している。このことは n 染色体の花粉が生存し，受精したことを示している，これがいかなる原因によるものか説明が困難である。

抵抗性固定系統：24Ⅱ+PⅠの疫病抵抗性個体を自殖した場合，卵細胞の分裂において *N. plumbaginifolia* の1価染色体が均等に分裂すると仮定すれば，nn+PⅠと nn+PⅡの接合子は1：1の分離比を示すべきである。しかし実際には nn+1Ⅱ，すなわち 24Ⅱ+PP の個体はわずかに1個体に過ぎない。このことは卵細胞の減数分裂に当つて，*N. plumbaginifolia* の1価染色体の消失する頻度が高いことを示している。これらの結果は 24Ⅱ+PⅠ×*N. tabacum* の子孫から疫病抵抗性個体の出現率の低いことによつても裏書きされる。

固定系統の特性：写真 28 に示すごとく 24Ⅱ +PPの染色体構成を持つ 25Ⅱ の型は，

24Ⅱ および 24Ⅱ＋PⅠに比較して草丈は低く，葉は濃緑で生育が遅れ，開花期は約 10 日遅れている。これらの特性は野火病抵抗性固定種の TL 106 と同様な傾向を示している。染色体数は花粉母細胞減数分裂第 1 中期で 25 個の 2 価染色体が見られ，その後の分裂は正常に行なわれている。

B. 考　　　察

実験結果に示したごとく，種間交配により *N. longiflora* および *N. plumbaginifolia* の持つ疫病抵抗性を *N. tabacum* に導入することができた。4n *N. tabacum var.* Bright Yellow×*N. longiflora* の子孫から作成された 24Ⅱ＋1Ⅰ の染色体構成を持つ型は，諸形質が標準品種に近く，このことは *N. longiflora* の疫病抵抗性遺伝子を含む染色体には，実用上望ましくない遺伝子は含まれていないことを示している。また 4*n* *N. tabacum var. purpurea*×*N. plumbaginifolia* の子孫から作成された24Ⅱ＋PⅠの型もまた諸形質が親の *N. tabacum var. purpurea* に類似している。前に述べたように *N. plumbaginifolia* の疫病抵抗性を含む染色体には，花粉を殺す遺伝子を含み，抵抗性個体は花粉不稔となる欠点を持つているが，その他の形質については実用上の障害となる遺伝子は含まれていないと考えられる。24Ⅱ＋１Ⅰの型を実用に供するためには，抵抗性の固定した 25Ⅱ の染色体数を持つ系統の育成が必要である。24Ⅱ＋１Ⅰの型は 25Ⅱ と標準品種（24Ⅱ）の F_1 雑種によつて作成できる。25Ⅱ の固定系統は本実験に示したごとく，24Ⅱ＋１Ⅰの自殖によつて育成することができる。

このように疫病抵抗性は *N. longiflora* および *N. plumbaginifolia* のいずれからも *N. tabacum* に導入することができる。実験に示したごとく，*N. longiflora* の抵抗性は *N. tabacum* に実用品種を使用したため，育成された 24Ⅱ＋1Ⅰ の型は実用価値を持つている。これに反して *N. plumbaginifolia* の抵抗性は *N. tabacum var. purpurea* に導入されたため実用価値を持つていない。したがつてこれを優良品種とするためには，数回の戻し交雑と選抜が必要である。

このことは 24Ⅱ＋１Ⅰの型を育種に利用するに当つて，１つの品種から他の品種へ野生種の染色体を移行させるよりも，むしろ育種計画の最初にたちかえり，目的とする品種と野生種との交配から出発した方が有利であることを示している。何故ならば前者の方法では品種間交配によつて高度の異型接合体（heterozygote）を生じ形質を固定させるためには，数回の戻し交雑，自殖を必要とする。これに反して後者の方法では種間雑種の後代の余剰染色体は，2—3 回の戻し交雑と自殖によつて容易に消失できるからである。

実験 4.　核置換による雄性不稔の作成

種間交配により野生種の病害抵抗性遺伝子を含む染色体の1個が導入された24II＋1 I の型の実用価値について報告した。この型は栽培品種の *N. tabacum* (n=24) と野生種の1対の染色体を持つ 25II の型との F_1 雑種として作成される。この場合 *N. tabacum* に雄性不稔品種を利用すれば，交配は容易となり，F_1 雑種の実用価値は一層高くなる。タバコにおいては種間雑種によつていくつかの品種が育成され，すでにその1部は実用に供されている。

実験結果

雄性不稔の作成：CLAYTON (1950) は野生種の *N. debneyi* を母として *N. tabacum* を交配して複2倍体を作成しこれに *N. tabacum* を3回戻し交雑すると完全な雄性不稔となることを報告した。その後 BURK (1953) は *N. megalosiphon, N. plumbaginifolia, N. glutinosa* を母とし *N. tabacum* を戻し交雑することにより雄性不稔を作成した。著者は (*N. gossei*×*N. tabacum*)×*N. tabacum* BC_2 で半雄性不稔となり，目下戻し交雑を行なつている。

タバコにおいては野生種を母として *N. tabacum* を戻し交雑し，野生種の細胞質に *N. tabacum* の染色体を導入する，いわゆる核置換によつて容易に雄性不稔を作成することができる。この場合1回の戻し交雑では半雄性不稔を示すが，2—3 回戻し交雑を行なうことにより，完全な雄性不稔となる。CLAYTON (1950) は (*N. debneyi*×*N. tabacum*)×*N. tabacum* BC_3 について細胞学的研究を行なつた結果，*N. debneyi* の染色体が6個含まれていることを明らかにし，その後戻し交雑を続け，野生種の染色体が消失するとともに完全な雄性不稔となると報告している。雄性不稔の発生機構は明らかでないが，核置換による細胞質と核との間の不均衡によるものと考えられている。

雄性器官の退化：著者は 1955 年に BURK より3種類の雄性不稔の種子を分譲してもらいこれらの特性について研究を行なつた。

(A). *N. debneyi*×*N. tabacum var.* 402 の子孫から作成されたもので，黄色種の特性を持つている。花の形は写真 29 および 30A に示すごとく，雄性器官は退化して全然なく，雌ずいは1本の場合もあるが，多くは 2—4 個に分岐している。花粉が生成されないため，自家不稔であるが，正常な花粉を受粉すると着蒴し多量の種子ができる。

(B). *N. megalosiphon*×*N. tabacum var.* 402 から作成されたもので，花型は写真 30 B に示すごとく，花瓣が縦裂して糸状を呈し，雄性器官は全然なく，雌ずいは正常である。AおよびCの型は開花約1週間後に全部落花するが，この型は落花せず，着蒴するが，蒴中には種子は含まれていない。

(C). *N. plumbaginifolia*×*N. tabacum* (Burley 種) の子孫から作成されたもので，

雄性器官が花瓣に変化し，花瓣が2重となつており，雌ずいは 2—3 個に分岐しているものが多い（写真 30 C)。

以上のように，タバコの種間交配によつて生ずる雄性不稔は雄性器官の退化によるもので，花の形も種間の組合せによつて著るしく異なつている。他方雌性器官も形態的には畸型的なものも多く見出されるが，正常花粉を受粉すると全部着蒴し，蒴も正常に発育し多量の種子が含まれている。

雄性不稔品種の育成：黄色種の雄性不稔品種を育成するため， *N. debneyi*× *N. tabacum var.* 402 から作成された系統にブライトエローおよびヒックスを 7—8 回戻し交雑を行ない， 形質について選抜を行なつた。育成された M. S. ブライトエローおよび M. S. ヒックスの特性は写真31に示すごとく諸形質はそれぞれの親の品種と全然差異がなく，花の形と雄性不稔の点とで著るしく異なつている。これらの系統を圃場に栽培し，品質収量について調査した結果，正常なブライトエローおよびヒックスと差異がなかつた。 F_1 雑種を実用品種として利用する場合に，雄性不稔品種を使用すれば，除雄の手数を省くことができる。

IV. 考　　察

タバコの種間雑種において *N. tabacum* の4倍体あるいは *N. tabacum*×野生種（wild species）の複2倍体に *N. tabacum* を交配し，その子孫に戻し交雑または自殖を行ない抵抗性個体の選抜を行なえば異種余剰染色体（extra alien chromosome） は急速に消失する。 その結果2つの型の染色体構成を持つた系統， すなわち（a）異種染色体入替種（alien substitution race),（b）異種染色体附加種（alien addition race）が成立する。これらの命名は CLAUSEN により提案されたものである。異種染色体入替種とは1つの種からの染色体の対（pairs）が他の種からの対と置換されて成立したものである。HOLMES (1938）の育成した Holmes Samsoun ($23_{\text{II}}+g^mg^m$)，VALLEAU (1960）の *N. tabacum* ×*N. longiflora* から育成した疫病抵抗性の $23_{\text{II}}+l^bl^b$ 系統はその代表的なものである。また本実験において 4n *N. tabacum*×*N. glutinosa* から育成されたタバコうどんこ病抵抗性の $23_{\text{II}}+g^pt^p$ もまたこの型に含まれる。 しかし導入された染色体は前者の2つは *N. tabacum* のそれと非相同であるが， 後者は両染色体が相同である点で著るしく異なつている。異種染色体附加種とは1つの種の変化していない全染色体に他の種からの対の染色体が附加されて成立したものである。CLAYTON (1947) によつて育成された野火病抵抗性の TL 106 (n=25)，GERSTEL (1945) の 4n *N. tabacum*×*N. glutinosa* から育成したタバコモザイク病抵抗性の 25_{II} および 26_{II} を持つ系統および本実験に示した 4n *N. tabacum*×*N. plumbaginifolia* の $24_{\text{II}}+P_{\text{I}}$ の自殖によつて成立した疫病抵抗性系

統，また 4*n* *N. tabacum*×*N. longiflora* から成立した 24Ⅱ+1[b] の自殖によつて得られる疫病抵抗性の 25Ⅱ の系統（race）などはこれに含まれる。

このような系統の成立機構について次の2つが考えられている。（a）*N. tabacum* の全染色体（n=24）に野生種の1個の染色体を持つ子孫の減数分裂において *N. tabacum* の1対と野生種の1個の染色体の間に3価染色体（trivalent）が形成される。このような接合によつて野生種の1個の染色体が減数分裂の結果，1つの細胞にだけ入る。（b）第1中期で相同な *N. tabacum* の染色体が，何かの原因で対合しない場合に 23 個の *N. tabacum* の染色体と1つの野生種の染色体とを含む配偶子が形成される。（c）*N. taba-cum* の染色体と野生種の染色体との間に偶然の接合（conjugation）が行なわれる。このような会合（association）は第1中期において分れたり，分れなかつたりする。これらの方法によつて生じた 23Ⅰ+g（g は野生種の染色体）の染色体を持つ配偶子の接合によつて接合子ができ入替種（substitution race）となる。また 24Ⅱ+g の個体の減数分裂において対合しない野生種の染色体が分裂して娘細胞に入り，24Ⅰ+g の配偶子を生ずる。これらの配偶子の接合によつて 24Ⅱ+gg の異種染色体附加種（alien addition race）が成立する。

種間雑種の後代において2つの型のいずれの系統（race）が成立するかは，機会の問題で，前に述べた *N. tabacum*×*N. glutinosa* からのタバコモザイク病，4n *N. tabacum* ×*N. longiflora* からの疫病抵抗性では同一の雑種から2つの型の系統（race）が成立している。

このような染色体の置換と附加とによつて普通の育種法によつては減数分裂で対合と乗換が行なわれない種間雑種において，1個の種から他の種へ遺伝子を移行せしめることができる。

異種染色体入替種（alien substitution race）を始めて育成したのは，KATTERMAN（1937，1938）で，コムギとライムギとの雑種の子孫からコムギの 12 対（paris）とライムギの1対との染色体を持つコムギの系統（race）を作成した。

異種染色体附加種（alien addition race）は FLOWN および O'MARA（1931）がコムギへライムギの1対の染色体を附加し，また BEASLEY および BROWN（1940）はワタの種間雑種において余剰対（extra pair）の染色体を持つた陸地綿の系統（race）をそれぞれ作成している。育種事業において，種間雑種により野生種の持つ望ましい染色体を置換あるいは附加することにより，優良品種を育成できると一般に考えられていた。特に ZAB-RAK はその可能性を信じコムギについて重点的に研究を進めてきたが，成功しなかつた。他方タバコにおいては病害抵抗性品種の育成に重点を置き，種間雑種による大規模な研究が行なわれた結果，多数の入替種（substitution race）および附加種（addition race）が作成された。これらはいずれもそれ自身は実用価値を持つていなかつた。本実験に示した

ごとく野火病抵抗性の TL 106 および疫病抵抗性の附加種（addition race）は実用品種に比較して草丈が低く，葉は小さく葉肉が厚く，生育は遅延し，葉の水分含量は高く単位面積当りの気孔の数の減少などの特性を持つている。

GERSTEL (1945) によればタバコモザイク病抵抗性の附加種 (addition race, n=25) は標準品種に比較して草丈が低く生育の遅延，花色が濃紅，花序は小さくまとまり節間が短かく熟期が遅れる。また 2 対の染色体の附加した 26Ⅱ の系統(race)は 25Ⅱ よりさらにそれらの特性が強化されることを報告している。野口，岡（1943）はタバコの同質および異質倍数体の形態的および生理的特性について報告したが，異種染色体附加種（alien addition race）の持つこれらの特性は，倍数体のそれと一致した傾向を示している。これらの結果から附加種（addition race）は倍数性的性格（polyploidy feature）を持つていると考えられ，BEASLEY および BROWN (1940) もワタの附加種（addition race）について同様な現象を認めている。これに反して入替種 (substitution race) の Holmes Samsoun は標準の Samsoun と草丈，葉の大きさ，開花期，成熟期などの形態的性質および生育などについてはほとんど差異が認められない。また VALLEAU (1960) は *N. tabacum* × *N. longiflora* から作成したバーレー品種の疫病抵抗性の異種染色体入替種（23Ⅱ+1^b1^b）の生育は標準品種と同様であるが，成熟期の葉に生理的原因と考えられる斑点を生じ，葉が破れるため実用に供し得られないと報告している。このような生理的障害がバーレー品種にのみ起る特殊な現象か否かは今後の研究に待たねばならない。異種染色体入替種は染色体の置換によつて多少の生理的影響は受けているとしても異種染色体附加種（alien addition race）など形質に著るしい変化を受けないと考えられる。このような意味からこれら 2 つの系統（race）はその性格を異にしているといえよう。

異種染色体入替および附加種と *N. tabacum* との F_1 は，前者は 23Ⅱ+gt 後者は 24Ⅱ+g の染色体構成を持つている。これらは標準品種と比較して形態的ならびに生育上の諸形質は非常に近似し，雑種によつては外見的には区別することが困難な場合もある。同様なことを GERSTEL (1945) もタバコモザイク病抵抗性の異種染色体附加種（n=25）× *N. tabacum* の F_1 と標準品種との間に認めている。また VALLEAU ら (1960) はバーレーの入替種（substitution race, 23Ⅱ+1^b1^b）と標準品種の F_1 は生育良好で親の系統（race）に発生する斑点もなく，すでに実用に供されていると報告している。このように F_1 と標準品種とは外部形態の差異は少ないが，葉の単位面積当りの気孔の数は 24Ⅱ+1 と *N. tabacum* (24Ⅱ) には明らかに差異が認められ，23Ⅱ+tg と *N. tabacum* との間には差異がない。倍数体の特性の 1 つとして細胞の大きさの拡大，および核の大きさが増大するが，それに伴つて細胞の機能に変化を起すことは一般に考えられている。染色体数の倍加した倍数体は別として，染色体数の 1 個の附加は平均して 1/24 の増加に過ぎない。したがつてその影響は僅少に過ぎないことも考えられる。しかし生物は 2 倍体の

形態で限界平衡（critical equilibrium）を示しているとすれば，少量のクロマチン（chro-matin）が附加しても，ある程度の影響を与えることは考えられる。

入替および附加種は染色体の置換および附加によつて新しい連鎖群（linkage group）が導入されてくるから，これらの染色体中に含まれる遺伝子もまた系統（race）の形質に著るしい影響を与える。本実験に使用した野生種の病害抵抗性を含む染色体には，幸い実用形質に悪い影響を及ぼす遺伝子は含まれていないと考えられる。しかし導入された染色体に実用上望ましくない遺伝子が含まれている場合には 24Ⅱ＋gg および 23Ⅱ＋tg の型を実際栽培に利用することは不可能である。

24Ⅱ＋g および 23Ⅱ＋tg の形を育種に利用するに当つて重要な問題は，入替および附加種の遺伝的な安定度である。これらの系統の安定性は置換あるいは附加染色体の行動によつて決定される。導入された染色体が *N. tabacum* の染色体とある程度の親和性を持つている場合は，減数分裂が不規則となり，その子孫は抵抗性と罹病性とが分離する。タバコにおいては多くの場合導入された野生種の染色体は，*N. tabacum* の染色体とは非相同である。したがつて分裂も正常に行なわれ，抵抗性の遺伝性は安定している。タバコうどんこ病においては，導入された g^p 染色体は *N. tabacum* のある染色体と高度の親和性を持つている。もしも g^p 染色体が *N. tabacum* の他の染色体とも親和性を持つとすれば，抵抗性の固定は困難となる。

Florell および O'Mara はコムギにライムギの1対の染色体を導入した異種染色体附加種（alien addition race）は，減数分裂が不規則で，この原因はライムギの染色体によることを報告している。

附加および入替種の稔性もまた F_1 の利用上から重要である。附加種の TL 106 は標準品種に比較して蒴も小さく，含有種子量も少ない。しかし栽培品種を交配すると着蒴も良好で種子量も多い。タバコのように多量の種子が得られる作物では稔性の多少の低下は実用上の障害とはならない。タバコにおいては種間雑種によつて，すでにいくつかの優良品種が育成されているが，それらはいずれも栽培品種と同数の n＝24 の染色体数を持つている。これらの品種は異種染色体入替および附加種に栽培品種を戻し交雑することにより成立したものである。種間雑種によつて育成される実用品種は，最終的には n＝24 の染色体数を持つことが望ましい。しかしそれらが成立するためには，育種過程において幾多の困難な問題が含まれている。すなわち異種染色体入替および附加種と栽培品種の交配により 24Ⅱ＋tg，または 24Ⅱ＋gg の染色体構成を持つた子孫ができる。これらに栽培品種を戻し交雑して，抵抗性で n＝24 の染色体数を持つ系統が成立するためには，非相同染色体の間に転座が起らねばならない。対合する相同の染色体の間では，乗換により遺伝子の交換は比較的容易であるが，非相同の染色体では非常に困難である。非相同染色体の間の転座の機構は，次のように考えられている。a）野生種の染色体が何かの原因で切断され，

それらの部分が *N. tabacum* の染色体に癒合する。b) 非相同染色体の間に乗換が起る。

染色体の転座はタバコの一染色体的 (monosomic) 植物で起ることは知られているが，その頻度は非常に少ない。したがつてこのような転座を期待し，かつ抵抗性の固定した新系統を育成するためには，大規模な試験と多くの年月とを必要とする。例えばタバコモザイク病抵抗性品種や野火病抵抗性の Burley 21 などは異種染色体入替および附加種に 9—10 回の戻し交雑と自殖により約 10 年の年月を費している。 またこのような染色体の転座は *N. tabacum* のバーレー種を使用した場合に限られている。 これに反して異種染色体入替および附加種は雑種に *N. tabacum* を戻し交雑と自殖を行なうことにより，比較的容易に作成できる。これらの系統と *N. tabacum* の F_1 雑種は生育が良好であるとともに，病害に抵抗性の特性を持つている。しかし本実験に示した F_1 雑種がすべて実用価値を持つているという意味ではない。何故ならば交雑に使用した *N. tabacum* が実用品種でないからである。 したがつて実用価値のある F_1 雑種を育成するためには，*N. tabacum* に優良品種を使用することが必要である。 他方病害抵抗性，あるいは望ましい他の形質が優性遺伝子に支配されている場合は，交配に使用する *N. tabacum* の品種の組合せによつて，F_1 雑種に併有せしめることができる。F_1 雑種の作成に当つて *N. tabacum* の雄性不稔品種の利用は，さらにその実用性を高めるものである。このような野生種の 1 個の染色体の導入された型の利用は，今後の育種に新しい道を開くものと思われる。

V. 摘　要

(1) 野生種に含まれるタバコうどんこ病，野火病および疫病の抵抗性を種間交雑により栽培種 *N. tabacum* に導入し，育成された抵抗性系統について形態的ならびに細胞学的研究を行ない，その実用性について実験を行なつた。

(2) *N. glutinosa* の持つタバコうどんこ病抵抗性は 4n *N. tabacum*×*N. glutinosa* に *N. tabacum* を 2 回戻し交雑し自殖を行なつた F_5 世代で導入された。

(3) 抵抗性系統の染色体数は n=24 で分裂は正常に行なわれ稔性も高く， かつ生育も良好で諸形質は標準品種のブライトエローおよびヒックスに近似しているが，抵抗性については未だ固定していない。

(4) これらの系統の染色体数および抵抗性の分離などから，その染色体構成は *N. tabacum* の 1 個の染色体と *N. glutinosa* の 1 個のそれとの置換によつて成立した 23Ⅱ+tg であると考えられる。またこれらの減数分裂が正常であることから，導入された *N. glutinosa* の染色体と *N. tabacum* の染色体は相同であると考えられる。

(5) *N. longiflora* の持つ疫病抵抗性は 4n *N. tabacum*×*N. longiflora* に *N. taba*

-*cum* を2回戻し交雑した世代で，*N. longiflora* の疫病抵抗性を含む1個の染色体が導入された 24Ⅱ+1 の型が得られた。 この系統は生育が良好で諸形質は交配親のブライトエローおよびヒックスに非常に近かつた。

（6） *N. longiflora* の持つ野火病抵抗性は CLAYTON によつて 4n *N. tabacum*×*N. longiflora* の子孫から栽培種に導入された。 この系統は TL 106 と呼ばれ野火病抵抗性は固定している。これについて細胞学的研究を行なつた結果，染色体数は n=25 でその後の分裂も全く正常であつた。

（7） TL 106×*N. tabacum* の F_1 の染色体は花粉母細胞減数分裂で 24Ⅱ＋1Ⅰを示し，その後の分裂はやや不規則であつた。F_1 雑種は野火病に抵抗性であるとともに， 生育は良好で諸形質は標準品種に近似し，かつニコチン含量はブライトエローより著るしく低い。

（8） TL 106 は細胞学的研究ならびに抵抗性の固定から考えて，その染色体構成は *N. tabacum* の 24Ⅱ に *N. longiflora* の野火病抵抗性遺伝子を含む 1 対の 1 染色体が附加された 24Ⅱ+1Ⅰ の異種染色体附加種である。

（9） *N. plumbaginifolia* の持つ疫病抵抗性は CAMERON (1957) により， 4n *N. tabacum var. purpurea*×*N. plumbaginifolia* の子孫から *N. tabacum* に導入された。これらの抵抗性系統について細胞学的研究を行なつた結果，花粉母細胞減数分裂第1中期で 24Ⅱ と 1Ⅰ の染色体が見られ， 分裂はやや不規則で1価染色体は *N. plumbaginifolia* のそれと考えられる。

(10) この系統の生育は良好で諸形質は *N. tabacum* に似ているが，花粉は不良で自然では全然種子ができない。花粉の形成過程は成熟分裂および4分子までは正常であるがその後退化して不稔花粉となる。人工的に授粉した結果自殖によりわずかの種子が得られ，これらの中から抵抗性の固定した染色体数 2n=25Ⅱ の異種染色体附加種が作成された。

(11) 野火病抵抗性の TL 106 および 25Ⅱ を持つ疫病抵抗性系統は， 標準品種に比較して草丈が低く葉が小さく生育が遅れ稔性も低くかつ葉の水分含量が高い等の特性を持ち，それ自身では実用価値を持たない。

(12) これに対して 24Ⅱ+1Ⅰおよび 23Ⅱ+tg の染色体構成を持つ型は，病害に抵抗性であるとともに諸形質は標準品種に類似している。したがつてこれらの型は十分に実用価値を持つていると結論される。

(13) 葉の単位面積当りの気孔の数は，野生種の1個の染色体の附加によつて変化する。すなわち 24Ⅱ+1Ⅰ は標準品種（n=24）より気孔の数は少ない。 しかし2個附加した 25Ⅱ と 24Ⅱ+1Ⅰ との間には差異は認められない。

(14) これに反して野生種の1個の染色体が置換した 23Ⅱ+tg の型と標準品種（n=24）との間には気孔の数に差異は見られない。

(15) 染色体の附加による気孔の数の減少によつて，病原菌の人工接種を行なわなくても，抵抗性と罹病性個体との判別は可能である。

(16) 野生種の1個の染色体が附加および置換した型は異種染色体附加種 (alien addition race, 25Ⅱ) および入替種 (substitution race, 23Ⅱ+gg) と標準品種 (n=24) との交配によつて成立する。

(17) タバコにおいては野生種を母とし *N. tabacum* を戻し交雑して核置換を行なえば雄性器官の退化した雄性不稔植物が作成できる。

(18) これらの雄性不稔個体に黄色種の標準品種を，7—8 回戻し交雑しブライトエローおよびヒックスと同様な特性を持つた雄性不稔品種を育成した。

(19) F_1 雑種を実用品種として利用する場合に雄性不稔を使用すれば，交配が容易である。

VI. 文　　献

1) Bleier, H. (1933) : Genetische und zytologische Untersuchungen von Weizenstammen aus Weizen-Roggen-Bastardierungen. Z. Pflanzenz. **18**.

2) Bleier, H. (1934) : Bastardkaryologie. Bibliogr. Genet. Ⅱ.

3) Beasley, J. D. (1940a) : The production of polyploids in *Gossypium.* Jour. Hered. **31**.

4) Beasley, J. D. (1940b) : Hybridization of American 26-chromosome and Asiatic 13-chromosome species of *Gossypium.* Jour. Agr. Res. **60**.

5) Burk, L. D. (1960) : Male-sterile flower anomalies in interspecific tobacco hybrid. Jour. Hered **51** : 27～31.

6) Cameron, D. R. (1952) : Inheritance in *Nicotiana tabacum.* XXⅣ. Intraspecific differences in chromosome structure. Genetics **37** : 288～296.

7) Cameron, D. R. and R. M. Moav (1957) : Inheritance in *N. tabacum.* XXⅦ. Pollen killer, an alien genetic locus inducing abortion of microspores not carrying it. Genetics **42** : 326～335.

8) Cameron, D. R. (1958) : Alien substitute of a locus effecting immunity to black shank in *Nicotiana tabacum.* Internat. Cong. Genetics 10 th Proc.

9) Cameron, D. R. (1959) : The monosomics of *Nicotiana tabacum.* Tabacco Science **3** : 164～166.

10) Clausen, R. E. and T. H. Goodspeed (1925) : Interspecific hybridization in *Nicotiana.* Ⅱ. A tetraploid *glutinosa-tabacum* hybrid, an experimental verification of Winge's hypothesis. Genetics **10** : 278～284.

11 Clausen, R. E. and T. H. Goodspeed (1928) : Interspecific hybridization in *Nicotiana.* Ⅶ. The cytology of hybrids of the synthetic species, *digluta,* with its parents, *glutionsa* and *tabacum.* Univ. Calif. Pub. Bot. **11** : 177～211.

12) Clausen, R. E. (1931) : Inheritance in *Nicotiana tabacum.* Ⅻ. Transmission features of carmine-coral variegation. Ztschr. f. Zucht. Reihe A. Pflanzenzucht **17** : 108～115.

13) Clausen R. E. (1941) : Polyploidy in *Nicotiana.* Amer. Nat. **75** : 291～306.

14) Clausen, R. E. and D. R. Cameron (1944) : Inheritance in *Nicotiana* XⅧ. Monosomic analysis. Genetics 29 : 447～477.

15) Clayton, E. E. and H. H. Foster. (1940) : Disease resistance in the genus *Nicotiana.* Phytopath. **30** : 4 (Abstr).

16) Clayton, E. E. (1947a) : A wildfire resistant tobacco. Jour. Hered. **38** : 35～40.

17) Clayton, E. E. (1947b) : Transfer of wildfire resistance from *Nicotiana longiflora* to *N.*

tabacum. Phytopath. **37** : 4～5 (Abs)

18) Clayton, E. E. (1948) : Breeding tobacco for wild fire resistance. Phytopath. **38** : 5～6 (Abst).

19) Clayton E. E. (1950) : Male sterile tobacco. Jour. Hered. **41** : 171～175.

20) Clayton, E. E., H. E. Heggestad, J. J. Gross, D. R. Bowman and E. O. Schneider. (1951) : Breeding behaviour and growth response resulting from the transfer of wildfire resistance from *Nicotiana longiflora* to *N. tabacum* Phytooath. **41** : 7 (Abst).

21) Clayton, E. E. and J. J. Grosso. (1952) : Testing methods for the evalution of combinations of disease resistance in tobacco. Phytopa. **42** : 5(Abst).

22) Clayton, E. E. (1953) : Control of tobacco diseases through resistance. Phytopath. **43** : 239～244.

23) Clayton, E. E. (1954) : Identifying disease resistance suited to interspecific transfer. Jour. Hered. **45** : 273～277.

24) Clayton, E. E. (1958) : The genetics and breeding progress in tobacco during the last 50 years. Agr. Jour. **57** : 352～356.

25) Diachum, S. and Troutman. (1954) : Multiplication of *Pseudomonas tobacci* in leaves of burley tobacco, *Nicotiana longiflora* and hybrid. Phytopath. **44** : 186～187.

26) Florell, J. H. and O'Mara. (1931a) : A cytological study of wheat×rye hybrids and backcrosses. Jour. Agr. Res. **42**.

27) Florell, J. H. and O'Mara. (1931b) : A genetic study of wheat rye hybrids and backcrosses. ibid. **42**.

28) Florell, J. H. and O'Mara. (1931c) : A study of certain characters in wheat backcrosses. ibid. **43**.

29) Florell, J. H. and O'Mara. (1936) : Chromosome differences in a wheat-rye amphidiploid. ibid. **52**.

30) Gerstel, D. U. (1943) : Inheritance in *Nicotiana tabacum*. XVII. Cytogenetical analylsis of *glutinosa*-type resistance to mosaic disease. Genetics **28** : 533～536.

31) Gerstel, D. U. (1945a) : Inheritance in *Nicotiana tabacum*. XIX. Identification of the *tabacum* chromosome replaced by one from N. glutinosa in mosaic-resistant Holmes Samsoun tobacco. Genetics **30** : 448～454.

32) Gerstel, D. U. (1945b) : The addition of *N. glutinosa* chromosomes to tobacco. Jour. Hered. **36** : 197～206.

33) Gerstel, D. U. (1946) : Inheritance in *Nicotiana tabacum*. XXI. The mechanism of chromosome substitution. Genetics **31** : 421～427.

34) Gerstel, D. U. (1943) : Transfer of the mosaic-resistance factor between H chromosome of *Nicotiana glutinosa* and *N. tabacum*. Jour. Agr. Res. **76** : 219～223.

35) Heggestad, H. E. and E. E. Clayton. (1955) : Development of burley varieties resistant to black shank, *Fusarium* wilt, wildfire, tabacco mosaic, and black root rot. Phytopath. **45** : 463 (Abst).

36) Holmes, F. O. (1936) : Interspecific transfer of a gene governing type of response to tobacco-mosaic infection. Phytopath. **26** : 1007～1014.

37) Holmes, F. O. (1938) : Inheritance of resistance to tobacco-mosaic disease in tobacco. Phytopath. **28** : 553～561.

38) Kattermann, G. (1937) : Das Verhalten des Chromosomes für Behaarung roggenbehaarter Nachkommen aus Weizenroggenbastardierung in neuen Kreuzungen mit Roggen und Weizen. Z. A. V. **74**.

39) Kattermann, G. (1938) : Über konstante, halmbehaarte Stamme aus Weizenroggenbastardierung mit 2n=42. Chromosomen **74**.

40) Kincaid, R. R. (1949) : Three interspecific hybrds of tobacco. Phytopath. **39** : 284～287.

41) Kostoff, D. (1937) : Cytogenetic aspects for producing *Nicotiana tabacum* forms localizing tobacco mosaic virus. Phytopath. Z. **10** : 578～593.

42) Lucas, G. B. (1958) : Diseases of Tobacco. The Scarecrow Press. Inc. NewYork.

43) Mallah, G. S. (1943) : Inheritance in *Nicotiana tabacum*. XVI. Structural differences among

the chromosomes of a selected group of varieties. Genetics **28** : 525～532.

44) McClintock, B. (1933) : The association of non-homologous parts of chromosome in the mid-prophase of meiosis in *Zea mays*. Ztschr. f. Zell-Forsh. U. Mikros. Anat. **19**.

45) McClintock, B. (1942) : The fusion of broken ends of chromosomes following nuclear fusion. Nat. Acad. Sci. Proc. **28**.

46) Minev, K. (1957) : Investigation of the biology of tobacco powdery mildew *E. cichoracearum*. Skoplje. Univ. Zemjkosh. Fakul. God. Zborn. **10**.

47) Müntzing, A. (1935) : The evolutionary significance of autopolyploidy. Hereditas **21** : 263～378.

48) 野口弥吉，大熊規矩男．岡英人(1941)：煙草品種改良に関する基礎的研究　第１報
煙草同質倍数体の研究（其の一）
（其の二）
専売局　中央研究報告　**71** : 15～52.

49) 野口弥吉，岡英人(1943)：煙草属植物における倍数性の育種的意義，育種研究 **2** : 123～

50) 岡英人，中村明夫（1959）：野火病抵抗性の検定法
秦野たばこ試験場報告　**44** : 119～128.

51) 大橋雄司，村井高伯（1959）：疫病抵抗性に関する研究　第１報　抵抗性の品種間差異
秦野たばこ試験場報告　**44** : 91～100.

52) Olmo, H. P. (1935) : Genetical studies of monosomic types of *Nicotiana tabacum*. Genetics **20** : 286～300.

53) O'Mara, J. J. (1940) : Cytogenetic studies in *Triticale*. I. A method for determining the effects of individual *Secale* chromosomes on *Triticum*. Genetics **25**.

54) Sears, E. R. (1944) : Cytogenetic studies with polyploid species of wheat. II. Additional chromosome aberrations in *Triticum vulgare*. Genetics **29**.

55) Smith, H. H. (1939) : Induction of polyploidy in *Nicotiana* species and species hybrids. Jour. Hered. **30**.

56) Takenaka, Y. (1952) : Cytogenetic studies of *Nicotiana*. VI. Reduction division in hybrids between *N. tabacum* and three other species. La kromosome **17**.

57) Ternovsky, M. H. (1941) : Methods of breeding tobacco varieties resistant to tobacco mosaic and powdery mildew. Krasnodar Inst. Tob. Ind. Pub. **143**.

58) Valleau, W. D. (1942) : Control of the common mosaic disease of tobacco by breeding. Phytopath. **32** : 1022～1025.

59) Valleau, W. D. (1948) : Combining resistance to wildfire, mosaic, black root rot and *Fusarium* wilt in burley tobacco. Phytopath. **38** : 27 (Abst.)

60) Valleau, W. D. (1949) : The genetics of mosaic resistance in *Nicotiana glutinosa*. Jour. Agr. Res. **78** : 77～79.

61) Valleau, W. D. (1952a) : Breeding tobacco for immunity to black shank. Phytopath. **42** : 288 (Abst.)

62) Valleau, W. D. (1952b) : Breeding tobacco for disease resistance. Econ. Bot. **6** : 69～102.

63) Valleau, W. D., EM. Johnson and G. W. Stokes. (1957) : Breeding for black shank resistance. 69 th Annual Report. Ky. Agr. Expt. Station.

64) Valleau, W. D., E. M. Johnson and G. W. Stokes. (1960) : Nine years experience with the *Nicotiana longiflora* factors for resistance to *Phytophthora parasitica var. nicotianae* in the control of black shank. Tobacco Science **4** : 92～94.

A Breeding Study on Interspecific Transfer of Disease Resistance in Tobacco

by

Hideto Oka

Summary

In order to transfer various disease resistant factors of wild species to *Nicotiana tabacum*, *N. glutinosa* (powdery mildew), *N. longiflora* (wildfire and black shank) and *N. plumbaginifolia* (black shank) were crossed to flue-cured varieties of tobacco.

By repeated back-crossing of *N. tabacum* to the original interspecific crosses accompanied by the selections for disease resistance, the two different types were produced: in one type one chromosome of the wild species substituted for the one chromosome of *N. tabacum* and in the other type one chromosome of the wild species was added to the genom of *N. tabacum*.

As the author intented, the morphological and physiological characters of both types were compared with those of the standard variety and their commercial use was investigated.

A. Powdery mildew.

The types with satisfactory quality and heterozygous resistance to this disease were obtained from 4n *N. tabacum*, *var.* Bright Yellow × *N. glutinosa* cross after five generations of back-crossing and selfing. Progenies of those plants selfed segregate into resistant and susceptible plants, but so far a homozygous resistant strains have not resulted from this cross. Resistant plants themselves, as well as susceptible plants and varieties of *N. tabacum*, exhibit 24 pairs of chromosomes in the first metaphase of P. M. C. and the second division is regular and has full reproductive capacity. These results are readily explainable on the assumption that the conjunctional pair of chromosome consists of one *tabacum* (t) and one *glutinosa* (g) chromosome. In the resistant plants one chromosome of *glutinosa* has probably been substituted for one chromosome of *tabacum* and accordingly both chromosome seem to be closely homologous. The growth of the resistant plants are vigorous and similar in the leaf size, leaf number and date of flowering as compared with those of the standard variety. The homozygous strain (23 tt+gg) obtaining the resistance factor from *N. glutinosa* is expected from the progenies of the resistant plants (23 tt+tg) selfed.

B. Wildfire.

Through the courtesy of Clayton the author has studied on the TL 106 and the TL 106 × *N. tabacum* F_1. An examination at reduction division of P. M. C. of TL 106 revealed 25 pairs of chromosomes. TL 106 × *N. tabacum*

F_1 exhibited 24 bivalent chromosomes and one univalent in the first meiotic metaphase of P. M. C. This race transmits resitance to F_1 when a susceptible variety. Those results indicate that TL 106 consists of a pair of *N. longiflora* chromosomes carrying the resistant factor and the genom of *tabacum*. The growth characteristics of TL 106 and TL 106 × susceptible varieties F_1 were compared with those of the standard varieties. TL 106 has lower height, smaller size and thickness of leaves and slow growth, late maturity and cured leaf quality is remarkedly inferior to that of the standard variety. On the contrary, F_1 has a good growth and resembles to the standard variety as to general characters and shows no significant difference in yield, cured leaf quality compared with Hicks and Bright Yellow. F_1 crosses between TL 106 and Hicks combine the resistance to black root rot and wildfire and have 30% lower nicotine content than the flue-cured parents. Those observations lead to the following conclusions: F_1 hybrids are satisfactory for commercial use especially in the infested field from the standpoint of yield and quality.

C. Black shank.

(a) From *N. longiflora.*

After two back crossings of *N. tabacum var.* Brighty Yellow to the original 4n *N. tabacum* × *N. longiflora* accompanied by the selection for resistance to black shank, resistant plants with 24 bivalent chromosomes and one univalent were selected. They have morphological characters such as leaf size, leaf number and growth habit similar to the standard variety. They have probably one chromosome of *N. longiflora* carrying the dominant resistant factor to black shank and 24 bivalent chromosomes of *N. tabacum.*

(b) From *N. plumbaginifolia.*

A cytogenetical study of the resistant type having 24 II+1 p chromosomes produced by Cameron and the progenies of its selfing and back-crossing were pursued. F_1 progenies of both the hybrids segregated into pollen sterile plants and pollen fertile plants; the former exhibited 24 bivalent chromosomes +one univalent and the latter 24 bivalent chromosomes alone in the first meiotic metaphase of P. M. C. Individuals with 25 bivalent chromosomes, thus created from the progenies of 24 II+1 p selfed, are presumably alien addition race having a pair of *N. plumbaginifolia* and 24 pairs of *N. tabacum* chromosomes.

As seen in these studies mentioned above, it is remarkably interesting that the addition or substiution of one chromosome carrying the dominant resistant factor from another species to or for a *tabacum* chromosome did not result in any functional disturbance. Selfing of both types may lead to the establishment of alien addition and substitution race which should be bred true. Production of F_1 seeds with those races was made easier by the crossing with satisfactory male-sterile Hicks line (flue-cured variety) whcih has been developed by the back-crossing from the Clayton's male-sterile *debneyi* line.

第1図　タバコうどんこ病抵抗性の比較
Fig. 1. Comparison of resistance to powdery mildew

罹病性ブライトエロー
Bright Yellow, Susceptible

抵　抗　性
N. glutinosa, Resistant

第2図　(4 n *N. tabacum*×*N. glutinosa*)×*N. tabacum* の抵抗性の検定
Fig. 2. Resistance test of (4 n *N. tabacum*×*N. glutinosa*)×*N. tabacum*. to tobacco powdery mildew

↓
抵　抗　性
Resistant

↓
罹　病　性
Susceptible

第3図　(4 n *N. tabacum*×*N. glutinosa*) BC_1 から得られた抵抗性個体
Fig. 3. Resistant plant obtained from
(4 n *N. tabacum*×*N. glutinosa*) BC_1

No. 2　2 n=50　　　No. 7　2 n=51

第4図　(4 n *N. tabacum*×*N. glutinosa*) BC_2 における抵抗性の分離
Fig. 4. Segregation for resistance in (4 n *N. tabacum*×*N. glutinosa*) BC_2

↓ 抵 抗 性 Resistant　　↓ 罹 病 性 Susceptible

第 III 図版　　PL. III

第5図　(4n *N. tabacum* × *N. glutinosa*) BC_1-F_2 の染色体の顕微鏡写真

Fig. 5.　Microphotograph of chromosomes of (4n *N. tabacum* × *N. glutinosa*) BC_1-F_2

Fig. 5-a.　2-3-8 : 1 M　　2n = 24 II

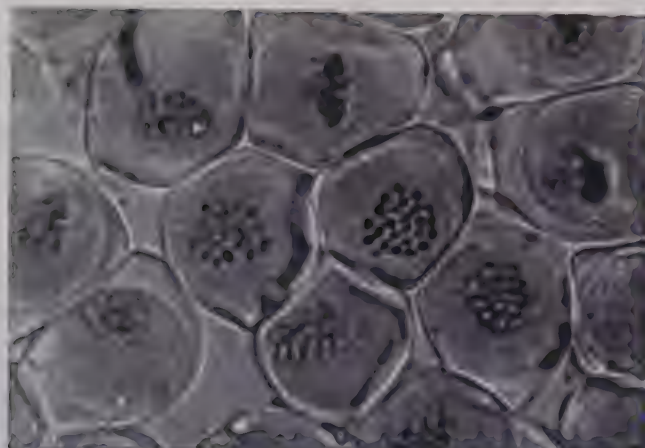



Fig. 5-b.　2-11-2 : 1 M　　2n = 24 II + 1 I

Fig. 5-c.　2-3-4 : 1 M　　2n = 24 II

第6図 (4n *N. tabacum*×*N. glutinosa*) BC_2-F_2 の抵抗性個体

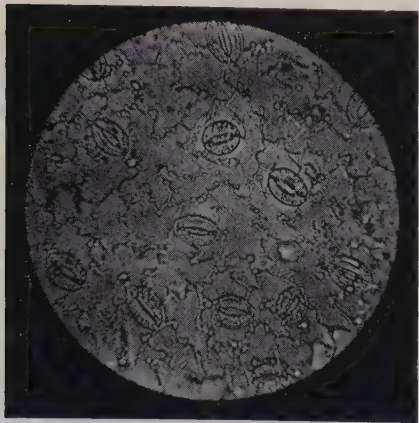
Fig. 6. Resistant plants of (4n *N. tabacum*×*N. glutinosa*) BC_2-F_2

2-3-4 2-3-12 2-3-6

第7図 (4n *N. tabacum*×*N. glutinosa*) BC_2-F_3 の個体

Fig. 7. Hybrid plants obtained from (4n *N. tabacum*×*N. glutinosa*) BC_2-F_3

2-3-8×Hicks 24 II 2-3-4 No. 6. 24 II B. Y. 24 II

第８図　抵抗性と罹病性個体の気孔の顕微鏡写真
Fig. 8.　Microphotograph of stomata of resistant and susceptible line.

抵　抗　性
Resistant
2-3-4．No. 6

罹　病　性
Susceptible
Bright Yellow

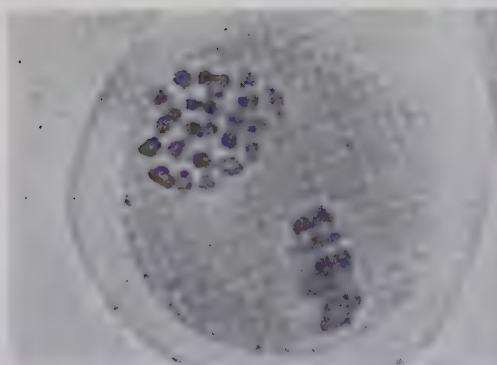
第９図　タバコモザイク病抵抗性のホルムズサムソン品種
Fig. 9.　TMV resistant variety Holmes Samsoun

染 色 体 の 接 合
Chromosome configuration
24Ⅱ（23Ⅱ＋ gg）

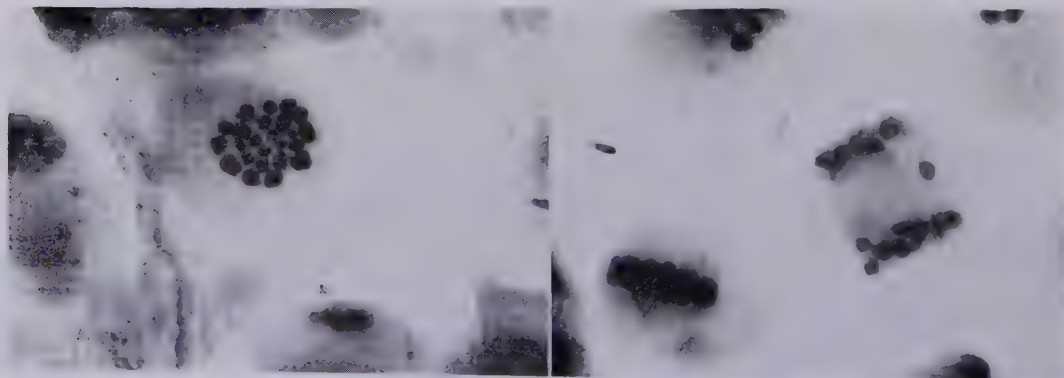
第 VI 図版

PL. VI

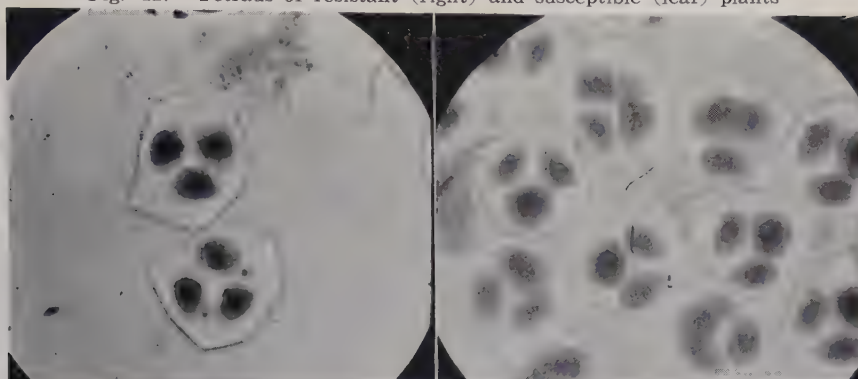
第 10 図　タバコ野火病抵抗性の検定法
Fig. 10. Testing method of wildfire resistance

第 11 図 a.　TL 106 の染色体の顕微鏡写真
Fig. 11 a. Microphotograph of chromosomes of TL 106

2 M : 2n＝25 II

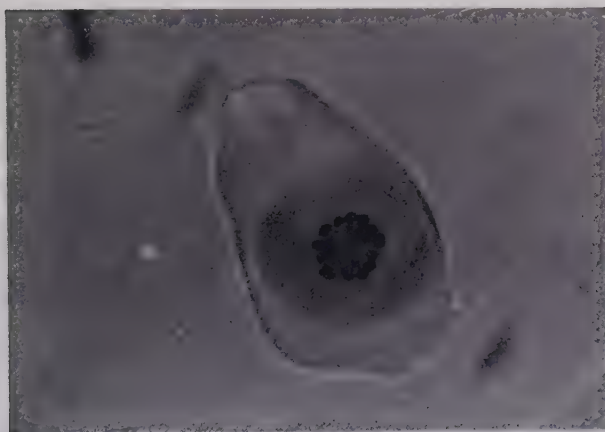
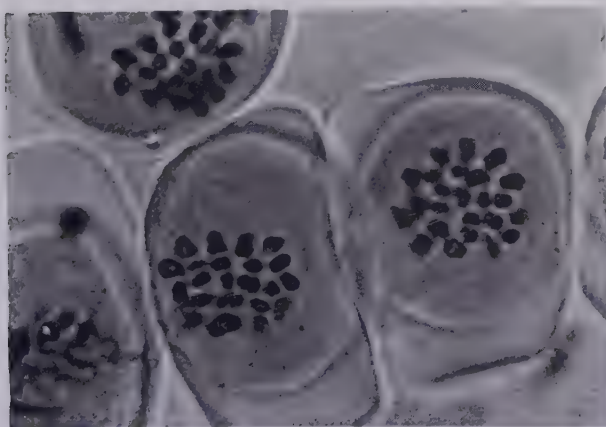
1 M : ＝25 I

第 11 図 b.　（ブライトエロー×TL 106）F_1 の染色体の顕微鏡写真
Fig. 11 b. Microphotograph of chromosomes of (Bright Yellow×TL106)F_1

1 M : 24 II ＋ 1 I

第 1 分裂終期における遅滞染色体
First Anaphase: lagging chromosome is shown

第 12 図　抵抗性（右）と罹病性個体の四分子
Fig. 12.　Tetrads of resistant (right) and susceptible (leaf) plants

正常四分子
Normal tetrads

ミクロサイトを含む四分子
Microcytes are shown.

第 13 図　染色体の顕微鏡写真
a. Fig. 13.　Microphtograph of chromosomes

Burley 21（タバコ野火病抵抗性品種）
a. Burley 21 (wildfire resistant variety) P. M. C., 1 M 24II

b. (Bright Yellow × Burley 21) F_1 P. M. C., 1 M 24II

第 14 図 a.　タバコ野火病抵抗性の比較
Fig. 14-a.　Comparison of resistance to wildfire

N. longiflora　　TL 106　　ブライトエロー Bright Yellow

第 14 図　b.　タバコ野火病抵抗性の比較
Fig. 14-b.　Comparison of resistance to wildfire

ブライトエロー Bright Yellow　　(B. Y. ×TL 106 F_1)　　TL 106

第 15 図 (ブライトエロー×Burley 21) F_2 における抵抗性の分離
Fig. 15. Segregation for resistance in (B. Y. ×Burley 21)F_2
ラベル個体は罹病性
Labeled plants are susceptible

抵抗性 Resistant : 45　　罹病性 Susceptible : 19

第 16 図 苗床における幼植物の生育の比較
Fig. 16. Comparison of growth of seedings in the seedbed

ヒックス Hicks　ヒックス×TL106 Hicks×TL106　ブライトエロー×TL106 B. Y. ×TL 106　TL 106　ブライトエロー B. Y.

第 17 図　圃場に栽培した品種の生育の比較

Fig. 17. Comparison of growth of some tobacco varieties in the field

ヒックス
Hicks

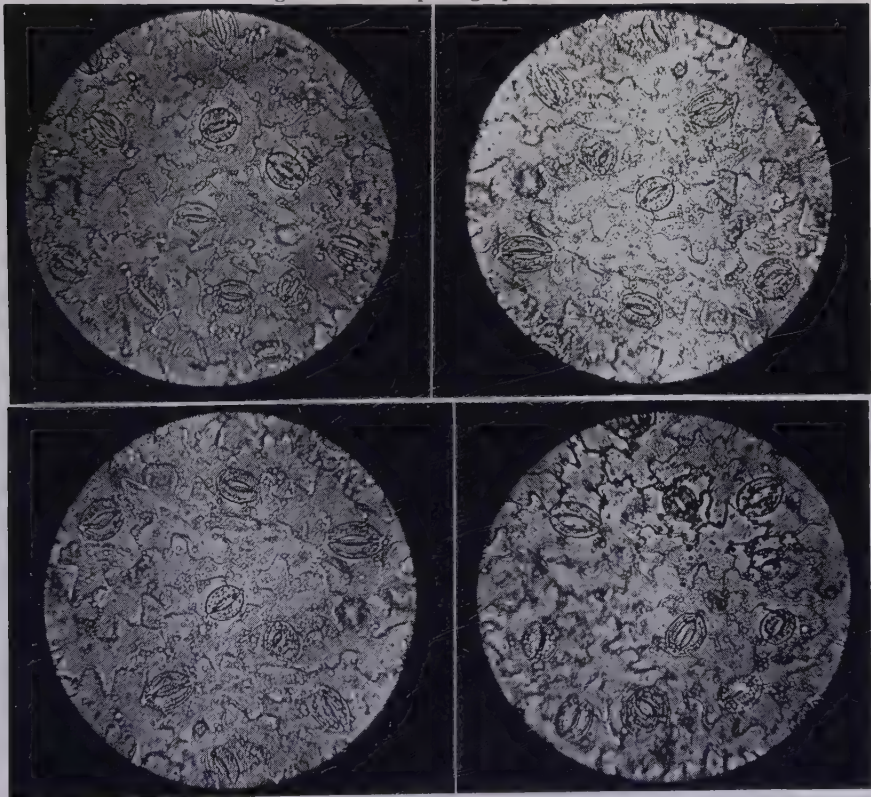
（ヒックス×TL106）F_1）
Hicks×TL 106 F_1

TL 106

第 18 図 (Bright yellow×TL 106)F_2 から得られた附加染体 race（右）と TL 106（左）
Fig. 18. The race with additional chromosome obtained from Bright yellow× TL 106 F_2(right) and TL 106 (left) (25Ⅱ)

第 19 図 気孔の顕微鏡写真
Fig. 19. Microphotograph of stomata

左 B. Y.

右 TI 106

罹病性 (B. Y. ×TL 106) F_2 Susceptible

(B. Y. ×TL 106) F_1

第20図 4 n *N. tabacum*×*N. longiflore* の F_1

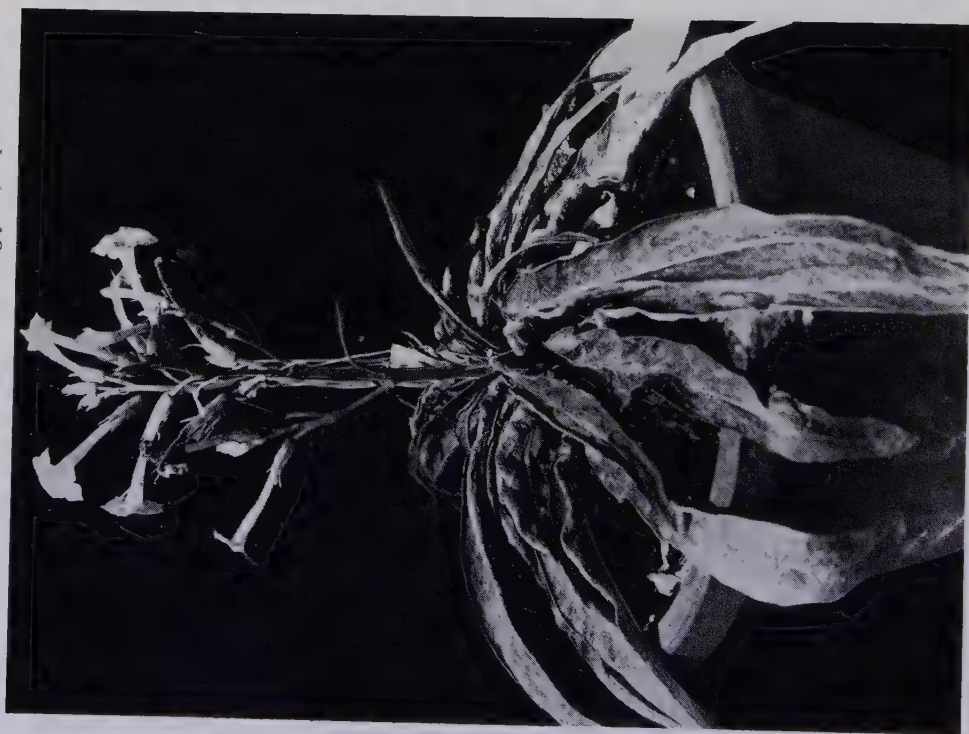
Fig. 20. （4 n *N. tabacum*×*N. longifora*） F_1

第21図 （4 n *N. tabacum*×*N. longiflora*） BC_2 から得られた個体

Fig. 21. Susceptible and resistant Plants obtained from （4 n *N. tabacum*×*N. longiflora*） BC_2 to tobacco black shank

罹　病　性　　　　　　抵　抗　性
Susceptible, 24 II　　　Resistant, 24 II＋1 I

第 XIII 図版 PL. XIII

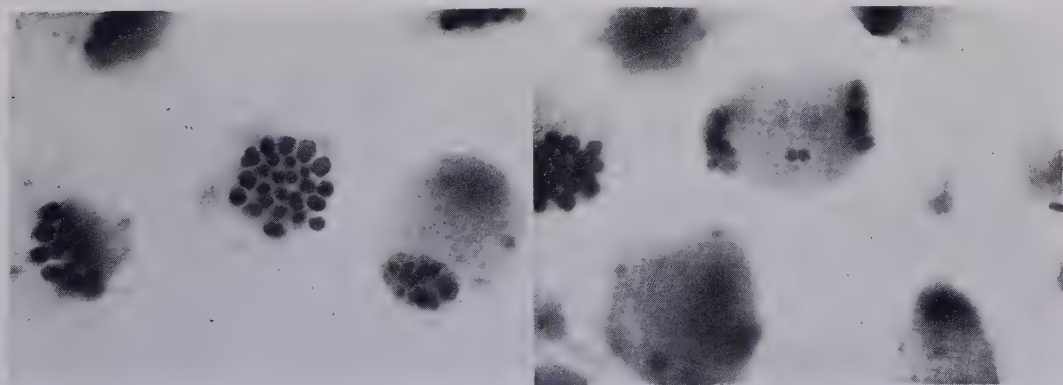
第 22 図 （4n *N.* tabacum×N. plumbaginifolia）の交配から得られた 24Ⅱ+1 と 24Ⅱ型個体の生育特性

Fig. 22. Growth character of（24Ⅱ+1Ⅰ）and（24Ⅱ）obtained from（4n *N. tabacum*× *N. plumbaginifolia*）

罹病性 疫病抵抗性

Susceptible, 24Ⅱ Resistant to black shank, 24Ⅱ+1Ⅰ

第 23 図 4n N. tabacum×N. plumbaginifolia の交配から得られた抵抗性個体の花粉母細胞の顕微鏡写真

Fig. 23. Microphotograph of pollen mother cells of the resistant derivatives from（4n *N. tabacum*×*N. plumbaginifolia*）

P. M. C., 1M：24Ⅱ+1Ⅰ

第1分裂終期：中央は遅滞染色体

First Anaphase：Lagging chromosome is shown at the center.

第 24 図　罹病性（左）と抵抗性個体（右）の花粉粒

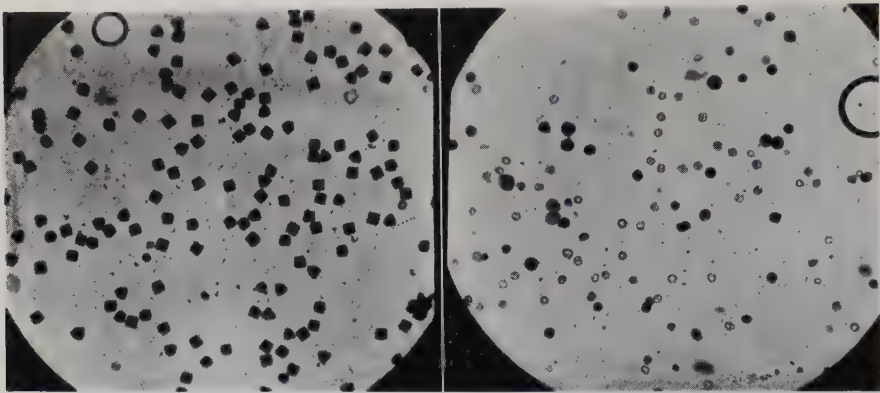
Fig. 24. Pollen grains of susceptible plant (left) and resistant plant (right)

第 25 図　罹病性（左）と抵抗性個体（右）の気孔の顕微鏡写真

Fig. 25. Microphotagraph of stomata of susceptible plant (left) and resistant plant (right)

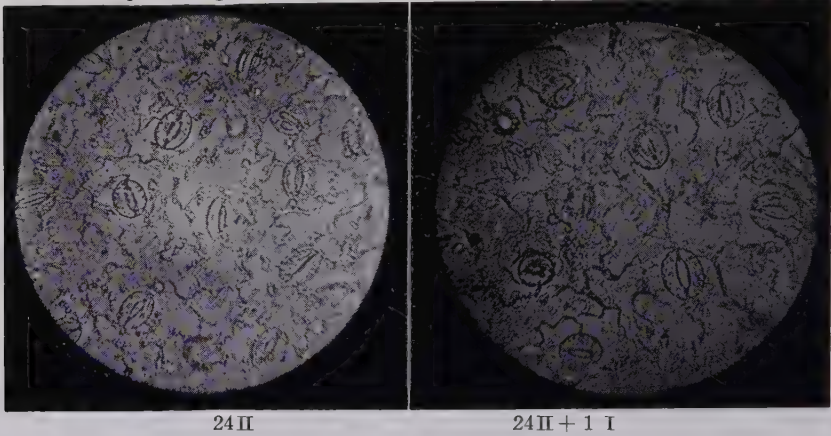
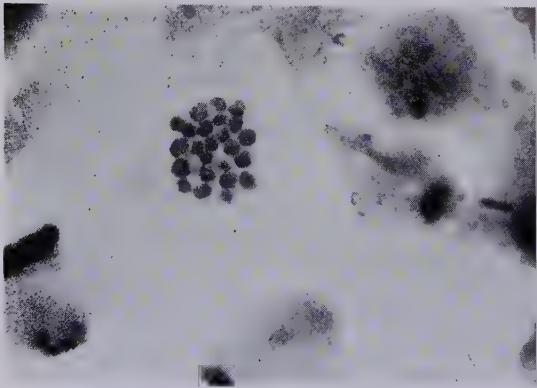
24Ⅱ　　24Ⅱ＋1 Ⅰ

第 27 図　（4 n *N. tabacum*×*N. plumbaginifolia*）BC_3 の花粉稔性個体と花粉不稔個体の花粉母細胞の顕微鏡写真

Fig. 27. Microphotograph of pollen mother cell of pollen fertile plant and pollen sterile plant of (4 n *N. tabacum*×*N. plumbaginifolia*) BC_3

花粉稔性個体
a. Pollen fertile plant 1 M : 24Ⅱ

花粉不稔個体
b. Pollen sterile plant 1 M : 24Ⅱ＋1 Ⅰ

第 26 図 (4 n *N. tabacum* × *N. plumbaginiforia*) BC_3 の花粉稔性個体と花粉不稔個体
Fig. 26. Pollen fertile plant and pollen sterile plant of (4n*N. tabacum* × *N. plumbaginifolia*) BC_3

花粉稔性個体 Pollen fertile plant
花粉不稔個体 Pollen sterile plant

第 28 図 (4 n *N. tabacum* × *N. plumbaginifolia*) BC_2-F_1 から得られた 3 つの型の個体
Fig. 28. Three different types of plants obtained from (4 n *N. tabacum* × *N. plumbaginifolia*) BC_2-F_1

24II型の個体 24II type plant
24II＋1 I 型の個体 24II＋1 I type plant
25II型の個体 25II type plant

第 XVI 図版

PL. XVI

第 29 図　正常個体と雄性不稔個体の花型
Fig. 29.　Flower shapes of normal plants and male-sterile ones

上：正常型　　下：雄性性不稔型
upper : Normal　　lower : Male-sterile

第 31 図　雄性不稔 Hicks 品種の生育特性
Fig. 31.　Growth character of male-sterile Hicks variety

Type A

第 30 図　雄性不稔個体の 3 つの花型の比較
Fig. 30.　Comparison of flowers of three different types of male-sterile plants

A型　Type A　from *N. debneyi*

C型　Type C　from *N. plumbaginifolia*

B型　Type B　from *N. megalosiphon*

秦野たばこ試験場報告　第49号

昭和 36 年 5 月 15 日　印 刷
昭和 36 年 5 月 25 日　発 行（非売品）

編集兼　秦野たばこ試験場長
発行人　石 戸 谷 賢 慥
神奈川県秦野市名古木23

印刷所　共立印刷株式会社
東京都中央区越前堀 2 の22

日本専売公社
発行所　秦野たばこ試験場

BULLETIN OF THE HATANO TOBACCO EXPERIMENT STATION
NO. 49 MAY, 1961

CONTENTS

A Breeding Study on Interspecific Transfer of Disease Resistance in Tobacco

Hideto Oka

The Hatano Tobacco Experment Station
Hatano, Kanagawa,
Japan